



Contribution à l'amélioration de la lutte contre le miride du cacaoyer *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae). Influence des facteurs agro-écologiques sur la dynamique des populations du ravageur

Régis Babin

► To cite this version:

Régis Babin. Contribution à l'amélioration de la lutte contre le miride du cacaoyer *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae). Influence des facteurs agro-écologiques sur la dynamique des populations du ravageur. Zoologie des invertébrés. Université Paul Valéry - Montpellier III, 2009. Français. NNT: . tel-00871800

HAL Id: tel-00871800

<https://theses.hal.science/tel-00871800>

Submitted on 10 Oct 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ MONTPELLIER III - PAUL VALÉRY

Arts et Lettres, Langues et Sciences Humaines et Sociales
Ecole doctorale 60 « Territoires, Temps, Sociétés et Développement »
Département Biologie Ecologie Environnement

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ PAUL VALÉRY - MONTPELLIER III

Discipline : Biologie des Populations et Ecologie

THÈSE

présentée et soutenue publiquement par

BABIN Régis

Titre :

**Contribution à l'amélioration de la lutte contre le miride du cacaoyer
Sahlbergella singularis Hagl. (Hemiptera : Miridae). Influence des
facteurs agro-écologiques sur la dynamique des populations du ravageur.**

Sous la direction de Jean-Pierre LUMARET

MEMBRES DU JURY :

M. CILAS Christian, Chercheur au CIRAD	Rapporteur
M. DUVALLET Gérard, Professeur à l'Université Montpellier III	Examineur
M. JONES Walker, Directeur de l'EBCL Montpellier	Examineur
M. KREITER Serge, Professeur à Montpellier SupAgro	Examineur
M. LUMARET Jean-Pierre, Professeur à l'Université Montpellier III	Examineur
M. MCKEY Doyle, Professeur à l'Université Montpellier II	Rapporteur

Soutenue le 5 novembre 2009

□□□□□□□□□□

N° attribué par la bibliothèque

*A mes enfants,
Nathacka et Johan*

Résumé

L'objectif de ce travail est d'améliorer notre compréhension des mécanismes et d'évaluer les facteurs agro-écologiques impliqués dans la dynamique spatio-temporelle des populations naturelles de *Sahlbergella singularis*.

Le calcul des tables de vie sur une population d'élevage a révélé que *S. singularis* est une espèce à croissance lente. Ceci expliquerait le fait que le ravageur est généralement présent à de faibles densités dans les plantations. L'étude des paramètres démographiques de la population d'élevage a montré que la fécondité est un paramètre-clé des fluctuations saisonnières des populations naturelles. Leur croissance serait liée à la présence de jeunes cabosses sur les cacaoyers fournissant aux femelles une ressource alimentaire favorable à la reproduction. L'étude de l'influence des facteurs agro-écologiques sur les densités de populations de *S. singularis* en plantation a révélé que les densités dépendent des conditions parcellaires de culture du cacaoyer. Parmi les pratiques culturales, les traitements insecticides, l'ombrage et le recours aux variétés hybrides sont des facteurs déterminants. En outre, les populations du ravageur sont fortement agrégées dans les zones des plantations bénéficiant d'un ensoleillement maximal. Enfin, l'ombrage fourni par les arbres forestiers s'est avéré plus homogène que l'ombrage d'arbres fruitiers et par conséquent moins propice au développement des poches à mirides.

Les recommandations de lutte préconisées par la recherche agronomique sont rarement appliquées par les planteurs. Aussi, nos résultats ont-ils été discutés dans l'optique d'adapter ces recommandations au contexte de culture du cacaoyer qui prévaut actuellement au Cameroun.

Mots-clés : *Sahlbergella singularis*, Miridae, ravageur, *Theobroma cacao*, traits d'histoire de vie, dynamique des populations, facteurs agro-écologiques, systèmes agroforestiers.

Improvement of cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) control. Impact of agro-ecological factors on the pest population dynamics.

Abstract

This work aims at better understanding the mechanisms and agro-ecological factors involved in the *Sahlbergella singularis* population dynamics in farm.

Life table analysis conducted on a rearing population showed that *S. singularis* is a slow growing species. This result could explain the low densities of *S. singularis* populations in cocoa farms. The study of *S. singularis* demographic parameters showed that fecundity is a key-parameter of the seasonal variations of natural populations. Indeed, the high reproductive potential of females, due to optimal food supply and climatic conditions, may largely explain the growth of natural populations. Our work revealed that the density of *S. singularis* populations in farms depends on agro-ecological conditions of cocoa production. Among cultural practices, spraying of insecticides, shade management and resort to hybrid varieties were the main factors influencing mirid density. The study of the impact of shade on mirid spatial distribution showed that mirids were aggregated in those areas where sunlight was highest. The infested areas, identified as mirid pockets, could be an infestation source for the surrounding farms. Our results also showed that large forest trees had a tendency to homogenize exposure to sunlight in plots and then to limit the development of mirid pockets.

Overall, our study revealed that chemical control and shade management recommendations for cocoa mirids were seldom applied by farmers. Therefore, we discussed our results to fit recommendations to current cocoa production context in Cameroon.

Key words: *Sahlbergella singularis*, Miridae, pest, *Theobroma cacao*, life history traits, population dynamics, agro-ecological factors, agroforests.

Remerciements

Avant tout, je tiens à remercier le Pr. Jean-Pierre Lumaret de l'Université de Montpellier III d'avoir accepté d'encadrer ce travail. Je lui suis particulièrement reconnaissant pour son appui constant et ses encouragements.

Je tiens également à remercier le Dr. Christian Cilas pour le soutien inconditionnel qu'il apporte depuis plusieurs années à l'analyse de mes données et à la valorisation de mes résultats de recherche. Qu'il soit aussi remercié d'avoir accepté d'évaluer ce rapport. Je remercie également le Pr. Doyle Mckey pour avoir accepté de consacrer de son temps à l'évaluation de ce rapport.

Merci au Pr. Gérard Duvallet, au Dr. Walker Jones et au Pr. Serge Kreiter pour avoir accepté de participer au jury de cette thèse.

Ce travail n'aurait probablement pas abouti sans les relations humaines exceptionnelles dont je bénéficie depuis mon affectation à l'Institut de Recherche Agronomique pour le Développement, au Cameroun. Je tiens à remercier particulièrement le Dr. Salomon Nyassé et le Dr. Luc Dibog pour la chaleur de leur accueil et l'enthousiasme dont ils font preuve à l'égard de mon travail depuis de nombreuses années. Je remercie également les collègues chercheurs de l'IRAD ayant participé à mes travaux : Joseph Amang, Hervé Bisseleua, Virginie Mfegue, Michel Ndoumbé. Un grand merci aussi aux étudiants de l'Université de Yaoundé I qui travaillent avec moi, Yédé et Raymond Mahob, ainsi qu'à l'équipe de techniciens du laboratoire d'entomologie, Victor Ondo, Benoît Owona, Junior Zomo, Maurice Douandji, pour lesquels les mirides du cacaoyer n'ont aujourd'hui plus de secrets. J'adresse une pensée particulière aux anciens de l'équipe, Michel Ndjalla et Sébastien Zomo, qui sont pour beaucoup dans la réussite de ce travail. Ils ne sont malheureusement plus de ce monde aujourd'hui.

Je remercie vivement les planteurs de cacao et les observateurs des localités de Ngomedzap, Obala, Talba et Bokito (voir annexe 1) pour l'accueil, la bonne volonté, la patience et l'esprit critique dont ils ont toujours fait preuve à l'égard de nos travaux sur le terrain.

Un grand merci à mes collègues du CIRAD au Cameroun pour leur amitié, mais également pour le soutien et l'esprit critique dont ils font preuve à l'égard de mon travail. Je pense

particulièrement à Martijn Ten Hoopen, Olivier Sounigo, Patrick Jagoret, Raymond Bourgoing ; je pense également à Didier Snoeck et Péninna Deberdt, qui ne sont plus au Cameroun aujourd'hui. Merci également à Jean-Louis Reboul, Sylvie Lewicki et Jean-Luc Battini, ainsi qu'à leurs assistants, pour l'appui constant qu'ils m'ont apporté au cours de leur mandat à la Direction Régionale du CIRAD à Yaoundé.

Enfin, ce travail n'aurait pu voir le jour sans le soutien constant dont j'ai bénéficié de la part de ma famille, de ma belle-famille au Cameroun et de mes amis.

Arnaud, Gaël, soyez remerciés pour votre amitié qui n'a jamais faibli malgré la distance.

Mes parents, mon frère, ma sœur, je vous suis reconnaissant pour l'amour et le soutien dont vous ne cessez de faire preuve à mon égard malgré l'éloignement.

Mimi, ma femme, ton amour et ta patience m'ont largement aidé à mener à bien ce travail.

Nathacha, ma fille, soit remerciée pour ta joie de vivre constante et communicative.

Yohan, mon fils, toi qui débute dans la vie, je te dédie ce travail.

Sommaire

Liste des tableaux	iv
Liste des figures	vi
Introduction	1
Chapitre I : Historique de la recherche et état des connaissances sur <i>Sahlbergella singularis</i>	5
1. Importance des mirides dans le monde	5
2. Les mirides du cacaoyer dans le monde	6
3. Historique de la recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique	11
4. Etat des connaissances sur le miride du cacaoyer <i>Sahlbergella singularis</i>	14
4.1. Distribution géographique	15
4.2. Position taxonomique	15
4.3. Description morphologique	16
4.4. Elevage des mirides du cacaoyer	18
4.5. Cycle de développement	21
4.6. Comportement d'alimentation et dégâts sur le cacaoyer	24
4.7. Impact économique	29
4.8. Ecologie	30
4.8.1. Plantes hôtes	30
4.8.2. Milieu de vie dans la cacaoyère	31
4.8.2.1. A l'échelle de l'arbre	31
4.8.2.2. A l'échelle de la plantation	32
4.8.2.3. A l'échelle du paysage	33
4.8.3. Capacités de dispersion	33
4.9. Variations saisonnières	34
4.10. Ennemis naturels	37
4.10.1. Parasitoïdes et parasites	37
4.10.2. Entomopathogènes	38
4.10.3. Prédateurs	38
4.11. Moyens de lutte	42
4.11.1. La lutte chimique	42
4.11.1.1. Matières actives	42
4.11.1.2. Organisation des traitements	43
4.11.1.3. Les limites de la lutte chimique	45
4.11.2. La lutte agronomique	46
4.11.3. La lutte variétale	47
4.11.4. La lutte biologique	48
4.11.5. Autres moyens de lutte	49
4.11.5.1. Les pièges attractifs	49
4.11.5.2. Insecticides à base de plantes	50
5. Conclusion	50
Chapitre II : Etude des paramètres démographiques de <i>Sahlbergella singularis</i> au moyen d'un élevage	52
1. Présentation de l'étude	52
2. Méthode d'élevage et tables de vie pour le miride du cacaoyer <i>Sahlbergella singularis</i>	54

3. Paramètres démographiques d'une population d'élevage de <i>Sahlbergella singularis</i> et leurs relations avec la phénologie et les conditions microclimatiques de la canopée du cacaoyer	64
4. Discussion et conclusion.....	87
Chapitre III : Influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les densités de populations de <i>Sahlbergella singularis</i>	89
1. Introduction.....	89
2. Matériel et méthode	90
2.1. Description du réseau d'expérimentation	90
2.1.1. Choix des sites d'étude.....	90
2.1.2. Choix des parcelles expérimentales et des observateurs	92
2.2. Méthodes	94
2.2.1. Description des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer.....	94
2.2.1.1. Conditions climatiques	94
2.2.1.2. Caractérisation des sols.....	95
2.2.1.3. Pratiques culturales	95
2.2.1.4. Caractéristiques de développement et de production des cacaoyers.....	96
2.2.2. Evaluation des populations de mirides.....	98
2.2.3. Variables mesurées.....	98
2.2.4. Analyses statistiques	101
2.2.4.1. Analyse descriptive des facteurs agro-écologiques	101
2.2.4.2. Comparaison des densités de mirides	101
2.2.4.3. Influence des conditions de culture sur les densités de mirides.....	101
3. Résultats.....	103
3.1. Description des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer	103
3.1.1. Conditions climatiques.....	103
3.1.2. Caractérisation du sol.....	104
3.1.3. Caractérisation des pratiques culturales	106
3.1.3.1. Variété des cacaoyers.....	106
3.1.3.2. Densité de plantation	107
3.1.3.3. Ombrage.....	107
3.1.3.4. Entretien général des parcelles et traitements phytosanitaires.....	109
3.1.4. Caractéristiques de développement et de production des cacaoyers.....	111
3.1.4.1. Age de création des parcelles.....	111
3.1.4.2. Architecture des cacaoyers	111
3.1.4.3. Section	112
3.1.4.4. Production.....	112
3.1.4.5. Taux de pourriture brune	113
3.2. Densités de mirides.....	115
3.2.1. Comparaison des années d'observation	115
3.2.2. Comparaison des sites.....	115
3.2.3. Comparaison des parcelles	116
3.3. Typologie des conditions agro-écologiques de culture	117
3.3.1. Transformation en variables catégorielles et élimination des variables n'ayant pas de lien avec les densités de mirides	117
3.3.2. Typologie des différentes catégories de facteurs agro-écologiques.....	120
3.4. Relations entre les conditions agro-écologiques et les densités de mirides.....	121
3.5. Hiérarchisation des facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturales.....	122
4. Discussion.....	125
4.1. Description des variables : facteurs agro-écologiques et densités de mirides	125
4.2. Impact des conditions agro-écologiques sur les densités de mirides.....	126

4.3. Hiérarchisation des facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturales.....	130
5. Conclusion	131
Chapitre IV : Impact de l'ombrage sur la distribution spatiale de <i>Sahlbergella singularis</i>	133
1. Présentation de l'étude	133
2. Impact de l'ombrage sur la distribution spatiale de <i>Sahlbergella singularis</i> Hagl. (Hemiptera : Miridae) dans les agroforêts de cacaoyers traditionnelles	134
3. Discussion et conclusion.....	160
Chapitre V : Synthèse, discussion et recommandations.....	161
1. Introduction.....	161
2. Mécanismes démographiques impliqués dans la dynamique des populations.....	162
2.1. Densités de populations	162
2.2. Variations saisonnières	163
2.3. Distribution spatiale.....	164
3. Influence des facteurs agro-écologiques sur la dynamique spatio-temporelle.....	165
3.1. A l'échelle de la région.....	165
3.1.1. Influence du paysage.....	165
3.1.2. Influence des facteurs pédoclimatiques.....	166
3.1.3. Influence des pratiques culturales	167
3.2. A l'échelle de la parcelle	169
3.3. Dynamique temporelle	170
4. Conséquences en matière de lutte contre les mirides du cacaoyer.....	171
4.1. Organisation de la lutte chimique	171
4.1.1. Recommandations en vigueur	171
4.1.2. Les pratiques des planteurs	173
4.1.3. Conséquence en termes de recommandations	174
4.2. Gestion de l'ombrage	175
4.3. Entretien des cacaoyers	176
5. Conclusion et perspectives.....	177
Références.....	179
Annexe 1 : Différents acteurs impliqués dans l'étude de l'influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les densités de mirides.....	199
Annexe 2 : Diagrammes ombrothermiques des sites de Ngomedzap et d'Obala.....	200
Annexe 3 : Diagrammes ombrothermiques des sites de Bokito et Talba.....	201
Annexe 4 : Liste des produits insecticides utilisés dans les parcelles au cours de notre suivi.	202

Liste des tableaux

Tableau 1.1 : Les mirides Odoniellini du cacaoyer et leur aire de distribution.

Tableau 1.2 : Les mirides Monaloniini du cacaoyer et leur aire de distribution.

Tableau 1.3 : Données du cycle biologique de *Sahlbergella singularis* (les nombres en italiques représentent les valeurs extrêmes obtenues par les différents auteurs).

Tableau 1.4 : Liste des plantes hôtes alternatives de *Sahlbergella singularis* d'après Entwistle (1972) et Padi *et al* (1996) (nomenclature mise à jour selon la classification phylogénétique) (Hinsley, 2008).

Tableau 1.5 : Ennemis naturels de *Sahlbergella singularis*.

Article 1 □ **Table 1**: Life table parameters for *Sahlbergella singularis*. Parameters were calculated overall (see overall column) as well as for each generation independently (see G1, G5 and G7 columns).

Article 2 □ **Table 1**. Study periods and relevant variations of natural *Sahlbergella singularis* populations and climatic seasons.

Article 2 □ **Table 2**. Mean nymphal developmental time (in days \pm Standard Deviation) for *Sahlbergella singularis*, for successive generations reared in the cocoa plot.

Article 2 □ **Table 3**. Within-stage survival rate (with cumulative mortality) for successive generations of *Sahlbergella singularis* reared in the cocoa plot.

Article 2 □ **Table 4**. Percentage of surviving females at the 21st day of life, female longevity (mean \pm standard deviation and maximum value) and fecundity (mean \pm standard deviation and maximum value of the number of nymphs per female), for successive generations of *Sahlbergella singularis*.

Article 2 □ **Table 5**. Life table parameters for 5 successive generations of *Sahlbergella singularis* in 2007.

Article 2 □ **Table 6**. Correlations between *Sahlbergella singularis* fecundity (nymphs/female) and cocoa phenology and microclimate parameters.

Tableau 3.1 : Parcelles sélectionnées et leurs coordonnées géographiques et altitude.

Tableau 3.2 : Typologie de l'architecture des cacaoyers observés.

Tableau 3.3 : Liste des variables étudiées.

Tableau 3.4 : Précipitations et nombre de jours de pluie pour chaque année d'observation et pluviométrie de l'année 2004 (janvier à décembre) pour chacun des neuf villages.

Tableau 3.5 : Nombre de tailles des cacaoyers et de désherbages des plantations par site et par année d'étude.

Tableau 3.6 : Organisation des traitements phytosanitaires : période, type et mode de traitement pour chaque parcelle d'étude.

Tableau 3.7 : Comparaison des années d'observation pour les densités moyennes de mirides.

Tableau 3.8 : Comparaison des sites d'études pour les densités moyennes de mirides (deux années d'observation cumulées ; les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Tableau 3.9 : Comparaison des sites d'études pour les densités moyennes de mirides par année d'observation (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Tableau 3.10 : Classification des variables retenues pour la suite de l'étude sur la base des résultats de χ^2 .

Tableau 3.11 : Classification des variables non retenues pour la suite de l'étude sur la base des résultats de χ^2 .

Tableau 3.12 : Typologie du pédoclimat et analyse de variance pour les différentes variables retenues (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Tableau 3.13 : Typologie des pratiques culturales et analyse de variance pour les différentes variables retenues (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Tableau 3.14 : Typologie des caractéristiques des cacaoyers et analyse de variance pour les différentes variables retenues (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Tableau 3.15 : Relation entre les densités de mirides et les différentes catégories de facteurs agro-écologiques.

Article 3 □ Table 1: Main geographical and agroecological characteristics of the selected plots.

Article 3 □ Table 2: Main statistical parameters of mirid densities per cocoa tree per site and development stage for 2006 and 2007 and results of fitting the density distribution to a negative binomial distribution.

Article 3 □ Table 3: Descriptive parameters of the semivariograms and statistics for model fit obtained for the number of adults, larvae and total mirids per cocoa tree for the three plots and two study years. The density data underwent $\log_e(x+1)$ transformation prior to analysis.

Annexe 1 : Différents acteurs impliqués dans l'étude de l'influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les densités de mirides.

Annexe 4 : Liste des produits insecticides utilisés dans les parcelles au cours de notre suivi.

Liste des figures

Figure 1.1 : Implication des différents pays dans la recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique, évaluée par le nombre de références de publications parues par décennie (337 références au total).

Figure 1.2 : Parts des différentes thématiques de recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique, évaluée par le nombre de références de publications parues, en fonction de la période historique.

Figure 1.3 : Aire de distribution de *Sahlbergella singularis*.

Figure 1.4 : Adultes femelles de *Sahlbergella singularis* et *Distantiella theobroma* et principaux caractères distinctifs de *S. singularis*.

Figure 1.5 : Stades larvaires de *Sahlbergella singularis*.

Figure 1.6 : Œufs de *Sahlbergella singularis* insérés dans les tissus de l'hôte (cortex de cabosse à gauche et pédoncule de cabosse à droite). FR : filament respiratoire, OP : opercule.

Figure 1.7 : Représentation schématique de *Sahlbergella singularis* en cours d'alimentation et coupe transversale du rostre des hémiptères (d'après Delvare et Aberlenc, 1989). Cnal, canal alimentaire, Cnsl, canal salivaire, Lbm, labium, Lbr, labre, Rst, rostre, Stymb, stylet mandibulaire, Stymx, stylet maxillaire.

Figure 1.8 : Dégâts de *Sahlbergella singularis* sur le cacaoyer. A : piqûres sur une jeune cabosse avec formation de crevasses dans le cortex et déformation du fruit (le fruit a été retourné, les points de piqûres se trouvant au point de contact entre la cabosse et le tronc), B : chancre sur un rameau semi-aoûté, C : chancres sur l'écorce d'une branche, D : dessèchement des feuilles après piqûres des jeunes rameaux, E : « die-back » dû à une infection par un champignon parasite (des gourmands sont visibles au pied des arbres).

Figure 1.9 : Variations saisonnières des populations de *Sahlbergella singularis*, au Ghana (d'après Williams, 1954), au Cameroun (d'après Lavabre, 1960) et en Côte d'Ivoire (d'après Lavabre *et al.*, 1962).

Figure 1.10 : Larve (A) et adulte (B) de *Sahlbergella singularis* infectés par le champignon entomopathogène *Beauveria bassiana*.

Article 1 □ Fig. 1: Details of the cocoa trunk showing nymphs and adults favourite feeding sites. During on-farm collection, these sites are the most first explored.

Article 1 □ Fig. 2: Rearing procedure of *Sahlbergella singularis* used in the insectary and in the field.

Article 1 □ Fig. 3: Details of the nymph production technique showing favourite sites for oviposition and feeding of females. Adults were enclosed in pairs in the sleeve cage and allowed to feed and lay eggs until the hatching of first nymphs.

Article 1 □ Fig. 4: Proportion of reproductive females (%), total number of larvae per female and pre-hatching time (in days) for the tree monitored generations of females G1, G5 and G7, indicated in grey, as well as average daily temperature and daily rainfall patterns. Values followed by a same letter do not differ at $P = 0.05$. Comparisons in one-line graph only.

Article 2 □ Fig. 1. Age-specific mean daily nymph production —●— (nymphs/female/day) and survival ■■■ (percentage of surviving female from the 21st day of life) for 5 successive generations in 2006.

Article 2 □ Fig. 2. Age-specific mean daily nymph production —●— (nymphs/female/day) and survival ■■■ (percentage of surviving female from the 21st day of life onwards) for 5 successive generations in 2007.

Article 2 □ Fig. 3. Mean fecundity per generation (A), in relation with cocoa phenology and cocoa canopy microclimate conditions with, for each month, the mean number of flowers per branch (B), the mean number of young (C), mature (D) and ripe pods (E) per branch, the mean score of flushing abundance (F), the monthly mean of daily maximum —■—, mean —●— and minimum --▲-- temperatures (°C) (G), and the monthly mean of daily maximum —□—, mean —○— and minimum --△-- relative humidity (%) (H).

Figure 3.1 : Localisation géographique des sites d'étude dans la région Centre du Cameroun (fond de carte d'après Anon, 1983).

Figure 3.2 : Localisation des parcelles sur les sites d'étude, Talba (a), Bokito (b), Obala (c) et Ngomedzap (d).

Figure 3.3 : Groupes variétaux de cacaoyers définis suivant la morphologie des cabosses.

Figure 3.4: Typologie des cacaoyers et niveau d'observation.

Figure 3.5 : Texture, pH et teneur en matière organique (carbone et azote) pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

Figure 3.6 : Teneur en nutriments (bases échangeables : calcium, potassium et magnésium, et phosphore), capacité d'échange cationique (CEC) et taux de saturation pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

Figure 3.7 : Variétés des cacaoyers (en pourcentages) et densité moyenne de plantation pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

Figure 3.8 : Caractérisation de l'ombrage des parcelles, nombre d'arbres fruitiers et d'arbres forestiers, notation de l'ombrage haut (ombrage forestier) et notation de l'ombrage bas (ombrage de fruitiers) (moyenne et écart-type) (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

Figure 3.9 : Age des parcelles, type architectural moyen et section moyenne des cacaoyers pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

Figure 3.10 : Production en nombre de cabosses récoltées par cacaoyer pour les deux années d'observation et chaque parcelle d'étude.

Figure 3.11 : Poids moyen des cabosses et poids moyen du cortex, exprimé en proportion du poids des cabosses pour chaque parcelle d'étude.

Figure 3.12 : Taux de pourriture brune pour les deux années d'observation et chaque parcelle d'étude.

Figure 3.13 : Densités de mirides (moyenne et écart type) des 36 parcelles du réseau et pour les deux années d'observation.

Figure 3.14 : Graphiques de l'AFC montrant les associations entre les classes de mirides (en rouge) et les classes des différentes catégories de facteurs agro-écologiques (en bleu), le pédoclimat

(a), les pratiques culturales (b) et les caractéristiques de développement et de production des cacaoyers (c). Les points localisent les modalités mieux représentées par l'axe F1 et les triangles les modalités mieux représentées par l'axe F2.

Figure 3.15 : Arbre de classification montrant l'influence des facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturales sur les densités de mirides. Insan : nombre de traitements insecticides par an ; Ombforest : notation de l'ombrage forestier (ombrage haut) ; Typomb : type d'arbres d'ombrage (en % de fruitiers) ; Var : type de variétés plantées (en % de cacaoyers hybrides) ; n : nombre d'observations pour le nœud et P(%) : pourcentage de pureté (pourcentage de l'effectif atteint par la classe la plus élevée pour le nœud).

Article 3 □ Figure 1: Observed semivariance (dots) and fitted models (curves) for the number of mirids per cocoa tree (after $\log_e(x+1)$ transformation) for a) Ngo 2006; b) Ngo 2007; c) Oba 2006; d) Oba 2007; e) Bok 2006; f) Bok 2007. The separation distance (h) is expressed in metres.

Article 3 □ Figure 2: Maps of the Ngo plot showing a) the position, basal area and crown cover of the associated trees; b) % light transmitted to the cocoa trees through the canopy; c) kriging maps for spatial distribution of mirid populations for 2006 and; d) for 2007. Crosses indicate the sampling points (hemispherical photos for figure 2b and sampled cocoa trees for figures 2c & 2d). De: *Dacryodes edulis*, Fe: *Ficus exasperata*, Fm: *Ficus mucoso*, Mi: *Mangifera indica*, Sc: *Spathodea campanulata*, Ts: *Terminalia superba*.

Article 3 □ Figure 3: Maps of the Oba plot showing a) the position, basal area and crown cover of the shade trees; b) % light transmitted to the cocoa trees through the canopy; c) kriging maps for spatial distribution of mirid populations for 2006 and; d) for 2007. Crosses indicate the sampling points (hemispherical photos for figure 3b and marked cocoa trees for figures 3c & 3d). Cn: *Cola nitida*, Csp: *Citrus sp.*, De: *Dacryodes edulis*, Eg: *Elaeis guineensis*, Fe: *Ficus exasperata*, Fm: *Ficus mucoso*, Gk: *Garcinia kola*, Mi: *Mangifera indica*, Me: *Milicia excelsa*, Pa: *Persea americana*, Sd: *Spondias dulcis*.

Article 3 □ Figure 4: Maps of the Bok plot showing a) the position, basal area and crown cover of the shade trees; b) % light transmitted to the cocoa trees through the canopy; c) kriging maps for spatial distribution of mirid populations for 2006 and; d) for 2007. Crosses indicate the sampling points (hemispherical photos for figure 4b and marked cocoa trees for figures 4c & 4d). Ap: *Amphimas pterocarpoides*, Cs: *Canarium schweinfurthii*, Cn: *Cola nitida*, Eg: *Elaeis guineensis*, Eo: *Eribroma oblonga*, Fm: *Ficus mucoso*, Hf: *Holarrhena floribunda*, Me: *Milicia excelsa*, Pa: *Persea americana*, Ts: *Triplochiton scleroxylon*.

Annexe 2 □ Figure 1 : Diagrammes ombrothermiques du site de Ngomedzap, a : village de Nomnam et b : village de Abodomveg.

Annexe 2 □ Figure 2 : Diagrammes ombrothermiques du site d'Obala, a : village d'Etong-Bidzoé, b : village de Lengom et c : village de Nkolobang.

Annexe 3 □ Figure 1 : Diagrammes ombrothermiques du site de Bokito, a : village de Bakoa et b : village de Kédia.

Annexe 3 □ Figure 2 : Diagrammes ombrothermiques du site de Talba, a : village de Talba et b : village de Iyambouni.

Introduction

Introduction

Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) est un petit arbre de la famille des Malvaceae (selon la classification phylogénétique) cultivé dans de nombreux pays de la zone intertropicale d'Amérique, d'Afrique et d'Asie du Sud-est. La culture du cacaoyer produit les fèves de cacao, destinées à l'industrie du chocolat principalement et pour une part minime à l'industrie cosmétique et pharmaceutique. Son origine botanique est localisée dans les forêts tropicales de l'Amérique équatoriale. Les traces les plus anciennes de la culture du cacaoyer datent du peuple Maya du Mexique. Les fèves de cacao étaient utilisées par les Mayas comme produit de consommation, mais également comme monnaie d'échange (Mossu, 1990).

La culture du cacao connaît un essor mondial à partir de la fin du 19^{ème} siècle, période à laquelle le cacaoyer est introduit sur le continent africain depuis les îles du golfe de Guinée. Dans les années 1950, la production de fèves du continent africain représente déjà 2/3 de la production mondiale, alors estimée à 700 000 tonnes. Aujourd'hui, la production de cacao en Afrique est évaluée à 2,6 millions de tonnes, pour une production mondiale d'environ 3,7 millions de tonnes. Avec 183 000 tonnes de cacao marchand pour la campagne 2007/2008, le Cameroun occupe le 5^{ème} rang mondial des pays producteurs, après la Côte d'Ivoire, le Ghana, l'Indonésie et le Nigeria et devant le Brésil (Anon, 2008a).

Au Cameroun, le verger cacaoyer s'étend sur une superficie d'environ 400 000 ha. Le cacaoyer est cultivé par environ 260 000 petits planteurs et ferait vivre plus d'un million d'habitants de la zone forestière (Anon, 2001). Le rendement moyen des plantations camerounaises est faible puisque qu'il se situe autour de 300 kg/ha alors qu'il peut atteindre voire dépasser 3 000 kg/ha lorsque le cacaoyer est cultivé dans des conditions optimales (Toxopeus, 1985b). Ces rendements médiocres s'expliquent par plusieurs facteurs, parmi lesquels le vieillissement du verger, le faible recours aux variétés améliorées et aux intrants agricoles et la forte pression parasitaire qui en découle (Anon, 2001). Le cacaoyer est en effet sujet aux attaques de nombreux bioagresseurs, qui entraînent des pertes de production considérables.

Au Cameroun, la principale cause de perte de production est une maladie, la pourriture brune des cabosses, dont l'agent le plus fréquemment rencontré est *Phytophthora megakaria* (Nyassé, 1997). Les pertes qui lui sont attribuées sont estimées à 50 % de la

production et dans les zones les plus favorables à la maladie, les pertes peuvent atteindre 80 % de la récolte (Despréaux *et al.*, 1988). De nombreuses espèces d'insectes s'alimentent au détriment du cacaoyer et aucune partie de l'arbre n'est à l'abri des attaques. Bien que parfois spectaculaires, les dégâts occasionnés par les coléoptères et les lépidoptères défoliateurs et foreurs de tiges sont généralement ponctuels et localisés, de telle sorte que ces groupes ne renferment pas d'espèces ayant un réel impact économique. En revanche, le groupe des hémiptères comprend plusieurs espèces hautement préjudiciables à la culture du cacaoyer au Cameroun. Le psylle *Mesohomotoma (Tyora) tessmanni* (Aulm.) (Hemiptera : Psyllidae) s'alimente en piquant les bourgeons et les jeunes pousses du cacaoyer et perturbe parfois gravement la croissance des jeunes plants de pépinières et de plantations (Lavabre, 1970). La punaise *Bathycoelia thalassina* (H. –S.) (Hemiptera : Pentatomidae) est considérée comme un ravageur du cacaoyer dans la région du Sud-ouest du Cameroun, où elle a causé des pertes de cabosses significatives (Anon, 1970). La famille des Miridae renferme incontestablement les hémiptères les plus dangereux pour le cacaoyer à l'échelle mondiale. Des attaques sévères sur cabosses dues aux mirides du genre *Helopeltis* Sign. (Hemiptera : Miridae) ont été rapportées au Cameroun (Decazy et Lotodé, 1975). Les espèces *Sahlbergella singularis* Hagl. et *Distantiella theobroma* (Dist.), communément appelées mirides du cacaoyer, ou capsides, sont les principaux insectes ravageurs du cacaoyer en Afrique de l'Ouest, où elles sont responsables de pertes de production estimées à 25 à 30 % (Lavabre *et al.*, 1962).

Actuellement, au Cameroun, *S. singularis* est omniprésent dans les plantations et nettement plus abondant que l'espèce voisine *D. theobroma*. Ces insectes s'alimentent aux dépens des cabosses et des rameaux du cacaoyer. Les piqûres infligées aux rameaux provoquent la nécrose des tissus et des pertes importantes de feuillage qui se dessèche du fait de l'arrêt de l'approvisionnement des tissus en sève. En outre, les blessures évoluent en chancres sous l'action combinée de champignons parasites. Les chancres s'accumulent sur les branches des arbres et les fragilisent de manière irréversible à tel point qu'ils deviennent improductifs en quelques années et sont fréquemment envahis par des champignons parasites de faiblesse qui entraînent finalement leur mort (Williams, 1953a).

A partir des années 1960, les mirides du cacaoyer sont considérés comme un fléau national au Cameroun et des campagnes de traitements insecticides sont conduites en régie sur des dizaines de milliers d'hectares (Nguyen Ban, 1977 ; Decazy et Essono, 1979). Mais à la fin

des années 80, la crise économique que connaît le pays conduit à la libéralisation de la filière et au désengagement des pouvoirs publics de la protection phytosanitaire du verger (Varlet et Berry, 1997). Il revient alors aux planteurs de s'approvisionner en insecticides et en appareils de traitement pour protéger leurs plantations. Or les fluctuations importantes que connaissent les cours du cacao sur le marché mondial et le coût élevé des intrants agricoles n'autorisent pas les planteurs à investir efficacement et durablement dans la lutte contre les mirides. A ces contraintes financières s'ajoute un déficit important en matière d'information technique et de vulgarisation (Varlet et Berry, 1997). Il en résulte une recrudescence de ces ravageurs depuis une quinzaine d'années qui met en péril la santé du verger.

En matière de lutte contre les mirides, la recherche agronomique préconise la lutte chimique raisonnée, qui s'appuie sur la connaissance des variations saisonnières des populations de ravageurs (Mariau, 1996). Certaines pratiques culturales, telles que l'égourmandage, le réglage de l'ombrage et l'élimination des plantes hôtes alternatives des mirides sont également recommandées en complément à la lutte chimique (Mpé, 2001). Ces recommandations ont été formulées à partir de connaissances acquises pour la plupart dans les années 1960 et 1970, par les équipes d'entomologistes des instituts de recherche du Ghana et du Nigeria et de l'Institut Français du Café et du Cacao (IFCC) en Côte d'Ivoire et au Cameroun. Dans le contexte actuel de la filière au Cameroun, où la recherche se doit de développer des méthodes de lutte mieux adaptées aux contraintes socio-économiques des planteurs et aux enjeux environnementaux et de santé publique, les connaissances acquises par le passé doivent être considérées sous un nouveau jour.

Ainsi, il apparaît que les connaissances de la biologie et de l'écologie des mirides du cacaoyer présentent des lacunes qu'il convient de combler en vue d'améliorer notre compréhension des mécanismes impliqués dans la dynamique spatio-temporelle des populations des ravageurs en plantation. Ainsi, certaines imprécisions existent encore sur les traits d'histoire de vie de *S. singularis* et notamment sur les paramètres démographiques de l'espèce. En outre, l'écologie de *S. singularis* dans les systèmes agro-écologiques traditionnels de culture du cacaoyer au Cameroun est relativement mal connue. Ces systèmes complexes, qui présentent à l'échelle mondiale un intérêt croissant dans la perspective de la préservation de la biodiversité, ont été relativement peu étudiés par le passé, au profit des systèmes de cacaoculture plus simples et plus productifs. La

connaissance des mécanismes d'interaction entre les populations de mirides et les facteurs de tels milieux est pourtant indispensable à l'élaboration de modèles de prévision des infestations, outils qui constituent actuellement la pierre angulaire de nombreux programmes de lutte intégrée contre les ravageurs des cultures de par le monde.

Ainsi le présent travail vise quatre objectifs principaux :

- Dresser l'état des connaissances acquises sur *Sahlbergella singularis* (et sur *D. theobroma* lorsqu'elles présentent un intérêt pour notre travail).
- Améliorer la connaissance de la biologie de *S. singularis* au moyen d'un élevage au laboratoire.
- Contribuer à la compréhension des mécanismes impliqués dans la dynamique spatio-temporelle des populations de *S. singularis* dans les systèmes traditionnels de culture du cacaoyer au Cameroun.
- Identifier et évaluer les facteurs agro-écologiques qui influencent les densités de populations de *S. singularis* dans ces systèmes

Pour atteindre ces objectifs, nous avons procédé selon deux approches méthodologiques distinctes. Le chapitre II de cette thèse présente une étude fine de la biologie de *S. singularis* menée au laboratoire et en parcelle expérimentale. Les chapitres III et IV exposent deux études de l'écologie du ravageur menées en milieu réel, c'est-à-dire au sein de plantations de cacaoyers conduites de manière habituelle par les planteurs. Nous avons réservé le premier chapitre à l'état des connaissances sur les mirides du cacaoyer et avons adjoint un cinquième chapitre dans le but de synthétiser et de discuter des connaissances acquises en matière de recommandations de lutte contre les mirides et de présenter les perspectives de ce travail.

Chapitre I

Historique de la recherche et

état des connaissances sur *Sahlbergella singularis*

Chapitre I : Historique de la recherche et état des connaissances sur *Sahlbergella singularis*

1. Importance des mirides dans le monde

La famille des Miridae est la plus grande famille du sous-ordre des hétéroptères (ou vraies punaises). Elle comprend environ 1 000 genres et plus de 10 000 espèces, soit 1/3 environ des espèces d'hétéroptères ; de nouvelles espèces sont découvertes régulièrement notamment dans les régions tropicales (Wheeler, 2000a ; Schuh, 2008). Les mirides sont parfois appelés capsides, cette appellation provenant de l'ancien nom de la famille, les Capsidae. La plupart des espèces sont de couleur terne (gris, vert-marron ou noir), de forme ovoïde ou allongée et de petite taille (moins de 15 mm). Les mirides passent donc très souvent inaperçus dans la nature. Pourtant, de nombreuses espèces sont considérées comme des ravageurs des cultures car elles s'alimentent au détriment de plantes cultivées par l'homme. Les mirides piquent en effet les plantes et se nourrissent de leur sève et de leurs tissus. Les dégâts occasionnés à la plante sont dus, d'une part, aux blessures causées par l'intrusion des pièces buccales et, d'autre part, à la lyse des cellules sous l'effet d'enzymes salivaires (Wheeler, 2000a). Ces dégâts se matérialisent par des décolorations des feuilles (chloroses), des déformations des fruits, des feuilles, des bourgeons et des jeunes rameaux et des lésions parfois graves des tissus de la plante (Wheeler, 2000a). La sous-famille des Mirinae comprend les espèces de mirides dont l'impact économique est le plus important à l'échelle mondiale. Les *Lygus* sont probablement les plus tristement célèbres des mirides ravageurs des cultures. Ce genre comprend environ 40 espèces dont certaines sont considérées comme des fléaux en agriculture. En Europe, *L. rugulipennis* Poppius est l'espèce la plus commune. Elle s'attaque à plus de 400 espèces de plantes cultivées, appartenant à 57 familles (plantes herbacées ou arbustives), dont les plus couramment reportées sont la luzerne, le trèfle, le fraisier, la pomme de terre, la betterave sucrière et diverses céréales (Holopainen et Varis, 1991 ; Easterbrook, 1997 ; Jay *et al.*, 2004 ; Labanowska, 2007). En Amérique du nord, *L. lineolaris* (Palisot de Beauvois) et *L. hesperus* Knight sont également extrêmement polyphages et entraînent des pertes considérables de production de coton et de luzerne notamment (Young, 1986 ; Alvarado Rodriguez *et al.*, 1987 ; Fleischer et Gaylor, 1988 ; Bidochka *et al.*, 1993 ; Whitbey, 1999 ; Lachance *et al.*, 2001 ; Liu *et al.*, 2002). Le miride *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) est un important ravageur du riz et d'autres céréales en Asie et sur les continents européen et nord-américain (Kakizaki, 2004). Les genres *Calocoris*, *Creontiades*, *Eurystylus* et

Campylomma comprennent également plusieurs espèces d'intérêt économique sur de nombreuses cultures, notamment sur le sorgho en Inde (Sharma *et al.*, 1992 ; Ramesh, 1994) et en Afrique de l'ouest (Ratnadass *et al.*, 1998). *Creontiades dilutus* (Stål) attaque la vigne, la pomme de terre, la luzerne et le coton en Australie (Foley et Pyke, 1985). Le genre *Helopeltis* est également couramment mentionné et notamment l'espèce *H. antonii* Signoret, principal insecte ravageur du neem, du goyavier et de l'anacardier (noix de cajou) en Inde (Sundararaju et Babu, 1998).

Mais la famille des Miridae comprend également une proportion non négligeable d'espèces omnivores, qui s'alimentent dans certaines conditions aux dépens d'autres insectes (Wheeler, 2000b). Certaines espèces des genres *Deraeocoris*, *Dicyphus*, *Macrolophus* et *Nesidiocoris* notamment sont ainsi considérées comme des agents auxiliaires des cultures. Par exemple, *N. tenuis* (Reuter) vit sur de nombreuses cultures maraîchères dans la zone méditerranéenne et contribue à la lutte contre les aleurodes *Bemisia tabaci* (Gennadius) et *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) et d'autres petits arthropodes comme *Frankliniella occidentalis* (Pergande) et *Tetranychus* spp. (Sanchez, 2008). L'espèce *M. caliginosus* Wagner est un insecte prédateur très polyphage couramment utilisé comme agent de lutte biologique contre de nombreux ravageurs des cultures légumières en serre (Constant *et al.*, 1996a ; Moayeri *et al.*, 2006). *Macrolophus costalis* et *M. pygmaeus* se rencontrent sur le tabac où ils s'attaquent au puceron *Myzus persicae* (Margaritopoulos *et al.*, 2003). Des méthodes d'élevage ont d'ailleurs été développées pour ces insectes auxiliaires dans le but de les produire en grande quantité pour la lutte biologique (Grenier *et al.*, 1989 ; Constant *et al.*, 1996b).

2. Les mirides du cacaoyer dans le monde

Les mirides sont les insectes les plus largement répandus sur le cacaoyer et les plus préjudiciables à cette culture dans le monde. Environ 40 espèces de Miridae s'attaquent au cacaoyer. Elles appartiennent toutes à la sous-famille des Bryocorinae et à deux tribus : les Odoniellini et les Monaloniini. Leurs espèces sont principalement tropicales et phytophages. Outre le cacaoyer, elles attaquent notamment le théier et l'anacardier (noix de cajou), auxquels elles occasionnent de graves lésions entraînant la formation de chancres sur les branches (Wheeler, 2000a). Les Odoniellini (tableau 1.1) sont des punaises assez massives et de couleur terne, marron ou noire. Ce groupe comprend 5 genres vivant sur le cacaoyer en Afrique, *Sahlbergella*, *Distantiella*, *Bryocoropsis*,

Odoniella et *Boxiopsis* (ce dernier genre étant endémique de Madagascar) et 2 genres vivant sur le cacaoyer en Asie : *Platyngomiriodes* et *Pseudodoniella*. Les Monaloniini (tableau 1.2) sont des punaises plus graciles, au corps plus allongé. Les pattes et les antennes sont généralement longues et minces et plusieurs espèces ont été vulgairement dénommées « moustiques du cacaoyer ». Les Monaloniini sont géographiquement plus répandus que les Odoniellini : le genre *Monalonia* est présent sur le cacaoyer exclusivement en Amérique latine et le genre *Helopeltis* est largement répandu en Afrique et en Asie.

Parmi les mirides Odoniellini (tableau 1.1), seules deux espèces ont un impact économique majeur sur la culture du cacaoyer : *Sahlbergella singularis* Hagl. et *Distantiella theobroma* (Dist.). Elles sont toutes les deux présentes sur le cacaoyer en Afrique de l'ouest et en Afrique centrale, mais *S. singularis* est une espèce plus commune et plus répandue. Ces deux importants ravageurs sont connus sur le cacaoyer depuis la fin du 19^{ème} siècle et le début du 20^{ème} et de très nombreux travaux leur ont été consacrés (Entwistle, 1972). En revanche, il existe relativement peu d'information sur les autres espèces, dont l'impact économique est mineur à l'échelle du globe. *Bryocoropsis laticollis* Schum. présente une morphologie et une biologie proches de celles de *S. singularis* et *D. theobroma* (Kumar et Ansari, 1974). Mais contrairement à ces dernières, *B. laticollis* s'alimente uniquement au détriment des cabosses de cacaoyer et ne s'attaque pas aux branches (Collingwood, 1977a). Cette espèce a été observée sur plusieurs plantes de la famille des Annonaceae, dont la plus connue est la pomme cannelle (*Annona squamosa* L.) (Entwistle, 1972). *Boxiopsis madagascariensis* Lavabre est une espèce endémique de la côte est de Madagascar où elle a été découverte sur une Malvaceae, *Urena lobata* L. (Decazy, 1974). Sur le cacaoyer, cette espèce s'alimente au détriment des cabosses, des gourmands et des jeunes pousses causant des dégâts importants, comparables aux dégâts occasionnés par *S. singularis* et *D. theobroma* (Decazy, 1974 ; Decazy, 1977). L'espèce *Platyngomiriodes apiformis* Ghauri n'est connue que de l'état de Sabah en Malaisie (Entwistle, 1972). Sa ressemblance avec l'abeille lui a valu le nom de « punaise-abeille » (bee bug) (Lavabre, 1977c). *Pseudodoniella laensis* (Miller), *P. pacifica* (China & Carvalho) et *P. typica* (China & Carvalho) sont d'importants ravageurs du cacaoyer en Papouasie-Nouvelle-Guinée, la première espèce étant présente sur le continent et les deux autres sur les îles de Nouvelle-Bretagne et Nouvelle-Irlande (Entwistle, 1985).

Tableau 1.1 : Les mirides Odoniellini du cacaoyer et leur aire de distribution.

Tribus	Genres	Espèces	Aire géographique (observations sur le cacaoyer)
Odoniellini	<i>Sahlbergella</i>	<i>S. singularis</i> Hagl.	Afrique de l'Ouest et Afrique centrale : de la Sierra Leone à l'ouest de la République Démocratique du Congo, et à la République centrafricaine à l'est.
	<i>Distantiella</i>	<i>D. theobroma</i> (Dist.)	Côte d'Ivoire, Ghana, Nigeria, Cameroun et République centrafricaine.
	<i>Bryocoropsis</i>	<i>B. laticollis</i> Schum.	Côte d'Ivoire, Ghana, Guinée équatoriale et République Démocratique du Congo.
	<i>Odoniella</i>	<i>O. reuteri</i> Hagl.	Cameroun, Congo
	<i>Boxiopsis</i>	<i>B. madagascariensis</i> Lavabre	Madagascar (côte est)
	<i>Platyngomiriodes</i>	<i>P. apiformis</i> Ghauri	Malaisie (Sabah)
	<i>Pseudodoniella</i>	<i>P. laensis</i> (Miller)	Papouasie-Nouvelle-Guinée
		<i>P. pacifica</i> (China & Carvalho)	Papouasie-Nouvelle-Guinée (Nouvelle-Bretagne, Nouvelle-Irlande)
		<i>P. typica</i> (China & Carvalho)	

Ces trois espèces s'alimentent surtout aux dépens des cabosses de cacaoyer, provoquant une baisse de rendement des plantations en cas de pullulation (Weehler, 2000a). Mais elles s'attaquent également aux jeunes rameaux et peuvent entraîner la formation de chancres et un dépérissement rapide des arbres (die-back) (Lavabre, 1977c ; Wheeler, 2001).

Les mirides Monaloniini (tableau 1.2) du genre *Monalonia* sont bien connus sur le cacaoyer depuis plus d'un siècle. Ils sont présents dans les plantations d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud, du Mexique à la Bolivie (de Abreu, 1977, Entwistle, 1985). Les 7 espèces du genre associées au cacaoyer, *Monalonia dissimulatum* Distant, *M. annulipes* Sign., *M. bondari* Costa Lima, *M. schaefferi* Stål., *M. atratum* Distant, *M. itabunensis* Carvalho et *M. bahiense* Costa Lima, s'alimentent en piquant préférentiellement les cabosses. Les attaques sévères peuvent provoquer l'avortement des jeunes fruits et la dépréciation de la qualité des fèves des cabosses récoltées (de Abreu, 1977). Des attaques sur les jeunes branches ont également été observées, mais elles n'occasionnent généralement pas les dégâts provoqués par les mirides du groupe des Odoniellini (de Abreu, 1977 ; Wheeler, 2000a). *Monalonia dissimulatum* est probablement l'espèce la plus largement répandue. Celle-ci a causé des pertes de production considérables au Venezuela et au Pérou dans la première moitié du 20^{ème} siècle (Entwistle, 1972). Au Brésil, les 7 espèces sont présentes mais *M. bondari* est la plus commune dans les plantations (Entwistle, 1972 ; de Abreu, 1977).

Les mirides du cacaoyer du genre *Helopeltis* sont nombreux et largement distribués en Afrique et en Asie. *Helopeltis antonii* Sign. est la première espèce observée sur le cacaoyer en 1863 à Ceylan (Sri Lanka actuel) (Entwistle, 1972). La systématique des mirides africains du genre *Helopeltis* a été revue par Schmitz en 1968 (in Lavabre, 1977a) et ces derniers ont été classés dans le sous-genre *Afropeltis* sur la base de traits morphologiques particuliers. Le genre *Helopeltis* (*sensu stricto*) comprend plusieurs espèces d'intérêt économique majeur en Asie. *Helopeltis antonii* et *H. theivora* Waterh. ont une répartition géographique très étendue. En outre, ces deux espèces sont polyphages ; elles s'attaquent aux fruits et aux parties végétatives de nombreuses espèces cultivées, engendrant des pertes économiques importantes (Wheeler, 2000a). *Helopeltis antonii* est une espèce dommageable aux plantations de cacaoyers, de théiers, d'anacardiés (noix de cajou), de neem et de goyaviers notamment (Wardojo, 1983 ; Sudarmadji *et al.*, 1990 ; Sundararaju et Babu, 2000).

Tableau 1.2 : Les mirides Monaloniini du cacaoyer et leur aire de distribution.

Tribus	Genres	Espèces	Aire géographique (observations sur le cacaoyer)
Monaloniini	<i>Monalonion</i>	<i>M. annulipes</i> Sign.	Brésil, Colombie et Costa Rica
		<i>M. dissimulatum</i> Distant.	Brésil, Bolivie, Colombie, Guatemala, Pérou, Surinam et Venezuela
		<i>M. bondari</i> Costa Lima.	Brésil (Bahia)
		<i>M. schaefferi</i> Stål.	
		<i>M. atratum</i> Distant.	Brésil, Bolivie, Equateur et Panama
		<i>M. Itabunensis</i> Carvalho	Brésil et Colombie
		<i>M. bahiense</i> Costa Lima	Brésil, Bolivie et Pérou
	<i>Helopeltis</i> <i>Afropeltis</i>	<i>A. westwoodi</i> White	Afrique de l'ouest et Afrique centrale
		<i>A. bergrothi</i> Reut.	Cameroun
		<i>A. mayumbensis</i> Ghesq.	République Démocratique du Congo (nord et est)
		<i>A. lalandei</i> Carayon	De la Côte d'Ivoire au Nigeria
		<i>A. lemosi</i> Guesq.	Sao Tomé-et-Principe
		<i>A. seredensis</i> Schmitz.	Côte d'Ivoire
		<i>A. poppiusi</i> Schmitz.	
		<i>A. corbisieri</i> Schmitz.	Afrique centrale
		<i>A. gerini</i> Carayon	Cameroun (zone forestière)
		<i>A. schoutedeni</i> Reut.	Afrique intertropicale
	<i>Helopeltis</i>	<i>H. antonii</i> Sign.	Inde, Sri Lanka, Indonésie (Java, Sumatra, Papouasie occidentale)
		<i>H. theivora</i> Waterh.	Inde, Indonésie (Java)
		<i>H. clavifer</i> Walk.	Indonésie (Papouasie occidentale), Malaisie (Sabah), Papouasie-Nouvelle-Guinée
		<i>H. theobromae</i> Miller	Péninsule malaise
		<i>H. bakeri</i> Popp.	Philippines
		<i>H. collaris</i> Stål.	

Helopeltis theivora s'attaque également au théier, au cacaoyer et au goyavier en Asie du sud-est (Wheeler, 2000a). *Helopeltis theobromae* Miller, une espèce synonyme de *H. theivora* (Schuh, 2008), cause de graves dommages au cacaoyer dans la péninsule malaysienne (Azhar, 1984 ; Chong, 1987 ; Awang *et al.*, 1988 ; Way et Khoo, 1989). *Helopeltis clavifer* Walk. découverte relativement récemment sur le cacaoyer en Papouasie, y cause des dégâts importants depuis quelques décennies (Entwistle, 1972 ; Smith, 1973).

Une dizaine d'espèces du genre *Afropeltis* a été recensée sur le cacaoyer. Toutefois seules deux espèces sont couramment observées dans les plantations : *A. lalandei* Carayon, en Afrique de l'ouest et *A. corbisieri* Schmitz, en Afrique Centrale. Ces deux espèces peuvent être localement abondantes et entraîner des pertes de production importantes (Collingwood, 1977a). *Afropeltis bergrothi* Reuter présente une large distribution géographique en Afrique centrale, mais n'a été observé sur le cacaoyer qu'au Cameroun (Entwistle, 1972). *Afropeltis schoutedeni* Reut. est l'espèce la plus répandue du genre en Afrique intertropicale. Toutefois, elle est extrêmement polyphage et ne se rencontre sur le cacaoyer qu'occasionnellement (Entwistle, 1972). En outre, chez *A. bergrothi* et *A. schoutedeni*, seuls les adultes ont été observés sur les cabosses de cacaoyer (Collingwood, 1977a). Les autres espèces sont plus rares ou très localisées. *Afropeltis gerini* Carayon est présent dans la zone forestière du Cameroun (Decazy et Lotodé, 1975) et *A. lemosi* Guesq. est endémique aux îles de Sao Tomé-et-Principe (Entwistle, 1972).

3. Historique de la recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique

Les principales espèces de mirides du cacaoyer en Afrique ont été découvertes à la fin du 19^{ème} siècle et au début du 20^{ème} siècle. Depuis cette période, leurs populations se sont répandues de manière considérable sur le cacaoyer en Afrique de l'ouest et en Afrique centrale, au même titre que leur nouvelle plante hôte, à tel point que *S. singularis* et *D. theobroma* sont devenus en quelques décennies les ravageurs les plus préjudiciables à la culture du cacaoyer dans le monde (Lavabre, 1977d). Pour faire face à ce fléau, des équipes de chercheurs s'organisent rapidement et les premiers résultats des travaux de recherche sur les mirides sont publiés dès les années 1910, au Ghana principalement (figure 1.1). Toutefois, il faut attendre les années 1940 pour que la recherche sur les mirides prenne réellement son essor. Les travaux sont alors principalement menés par une équipe d'entomologistes du « West African Cocoa Research Institute » (WACRI),

localisée à Tafo (Ghana) et à Ibadan (Nigeria). Les années 1960 et 1970 sont incontestablement les plus fructueuses en ce qui concerne les publications scientifiques sur *S. singularis* et *D. theobroma*. Le Ghana et le Nigeria sont les pays les plus productifs avec la naissance de l'« International Capsid Research Team » parrainée par l'Office International du Cacao et du Chocolat (ICCO), au milieu des années 1960. Cette équipe rassemble des chercheurs du « Cocoa Research Institute of Ghana » (CRIG) et du « Cocoa Research Institute of Nigeria » (CRIN), deux instituts qui ont succédé au WACRI au milieu des années 1960.

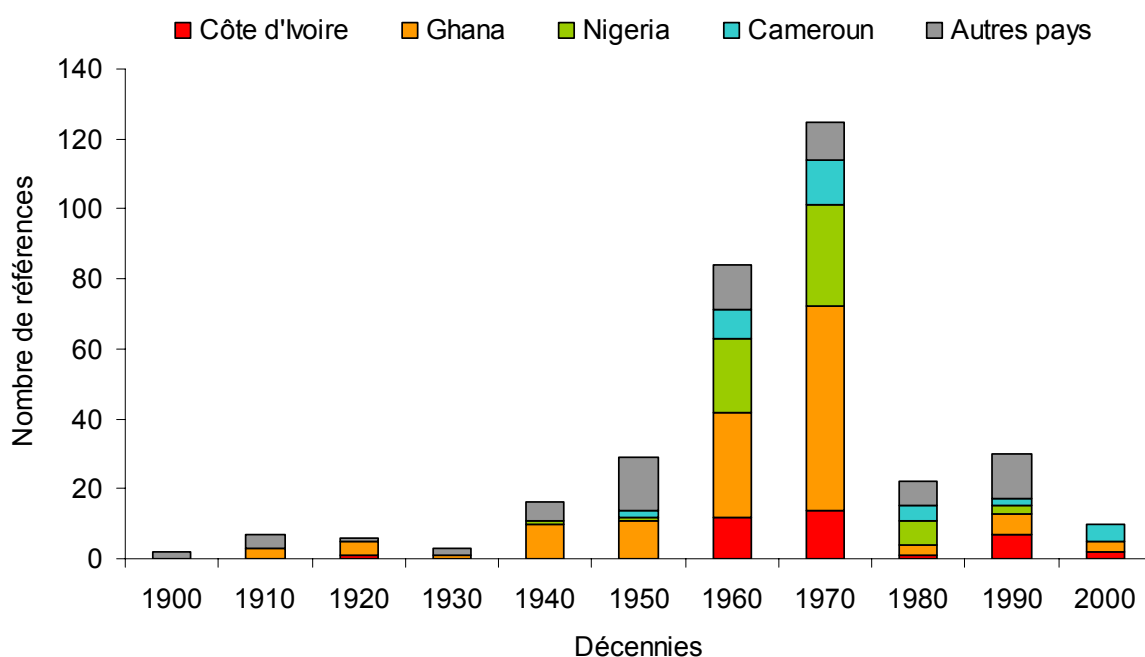


Figure 1.1 : Implication des différents pays dans la recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique, évaluée par le nombre de références de publications parues par décennie (337 références au total).

A la même époque, en Côte d'Ivoire et au Cameroun, les entomologistes de l'Institut Français du Café et du Cacao (IFCC) contribuent de manière importante à l'avancée des connaissances sur les mirides du cacaoyer. Les années 1980 voient chuter la production scientifique sur les mirides du cacaoyer en Afrique. Dans les années 1990, elle retrouve le niveau atteint dans les années 1950. Le problème des mirides n'est pourtant pas réglé et les équipes des différents instituts de recherche agricole des pays producteurs, notamment le CNRA (Centre National de Recherche Agricole, en Côte d'Ivoire), le CRIG, le CRIN, l'IRAD (Institut de recherche agricole pour le développement, au Cameroun) sont encore

aujourd'hui très actives sur ce sujet. Les chercheurs de ces instituts travaillent en étroite collaboration avec des organismes de recherche internationaux ou étrangers, tel le CIRAD, organisme né en 1984 de la fusion de différents instituts de recherche dont l'IFCC, devenu l'IRCC (Institut de Recherche sur le Café et le Cacao) au début des années 1980.

Pendant ce siècle de recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique, les thématiques abordées par les chercheurs ont profondément évolué (figure 1.2). Des années 1900 aux années 1950, les études taxonomiques, géographiques, biologiques et écologiques occupent une part importante des travaux de recherche, car il est primordial d'identifier avec certitude et de mieux connaître le mode de vie de ces ravageurs. Les études visant à évaluer les dégâts subis par la plante et l'impact économique de ces insectes sont également nombreuses. La recherche des moyens de lutte les plus efficaces est entreprise. Dans les années 1960 et 1970, l'accent est surtout mis sur l'amélioration de la lutte chimique par le développement d'appareils de traitement, l'identification de matières actives plus efficaces et le développement de calendriers de traitements agricoles. Cette dernière activité nécessite une connaissance approfondie de la dynamique des populations des mirides et les études bioécologiques sont par conséquent très nombreuses au cours de cette période (étude des variations saisonnières à grande échelle, étude de la distribution spatiale dans les plantations, identification des plantes-hôtes alternatives).

Dans les années 1970, sont publiés deux ouvrages majeurs : « Pests of Cocoa » par Entwistle (1972) et « Les Mirides du Cacaoyer » édité par Lavabre en 1977. Ces ouvrages font la synthèse des connaissances accumulées sur les mirides du cacaoyer depuis leur découverte. Ils sont précieux car ils apportent des informations jusque là peu accessibles, notamment les recherches présentées dans les rapports d'instituts.

Dans les années 1980, la lutte chimique reste une thématique importante de la recherche sur les mirides. Mais elle est progressivement supplantée par le développement de méthodes de lutte moins onéreuses pour les planteurs, plus durables et plus respectueuses de l'environnement. Parmi ces méthodes, la lutte variétale, c'est-à-dire l'utilisation de variétés de cacaoyers plus résistantes aux attaques de mirides, occupe une place importante encore aujourd'hui. L'évaluation de champignons entomopathogènes pour la lutte biologique contre les mirides est également un champ de recherche important. La lutte sémiochimique, qui consiste à utiliser les phéromones sexuelles des mirides pour en limiter

les pullulations, est également une voie de recherche explorée depuis une dizaine d'années dans plusieurs pays.

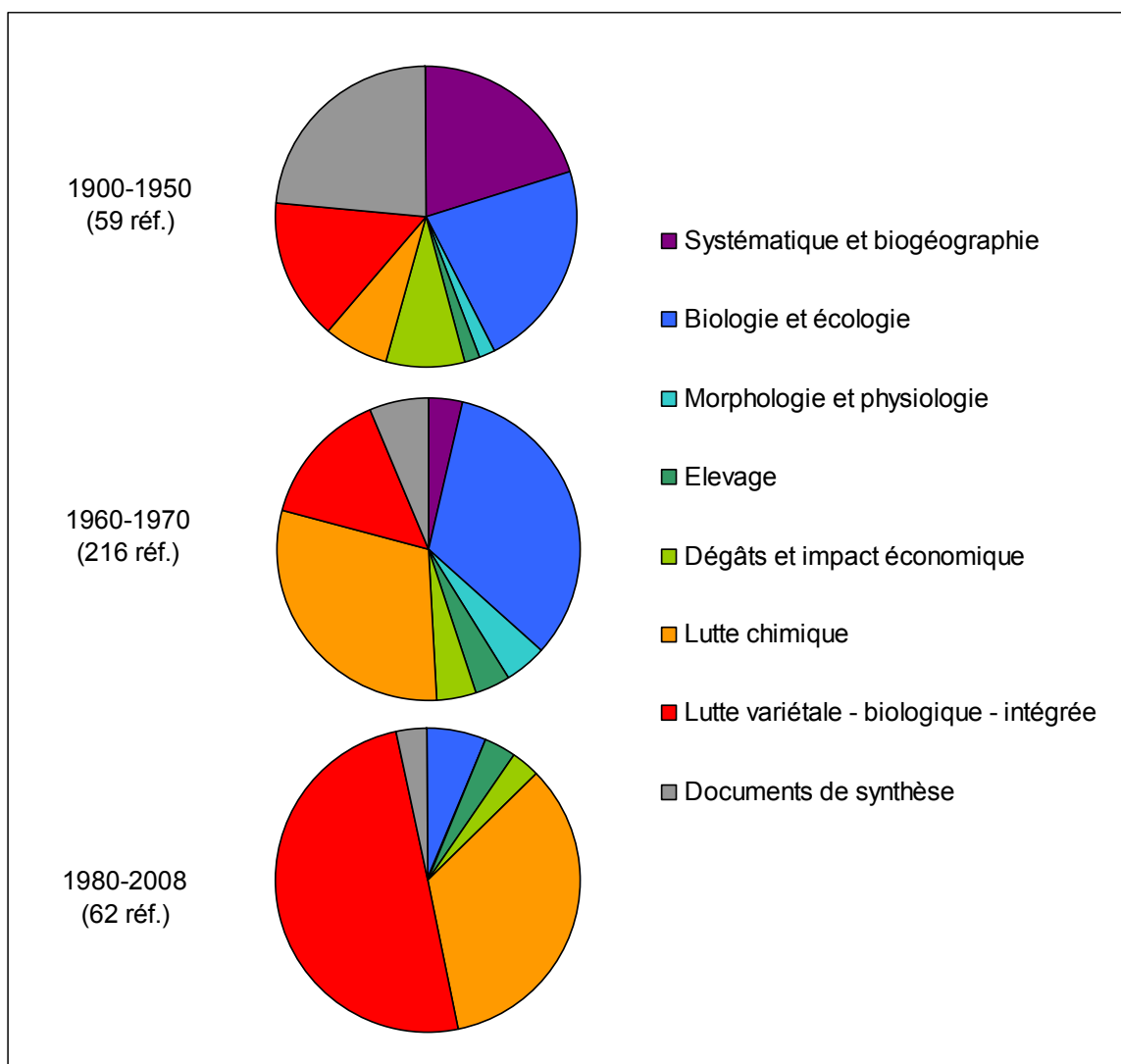


Figure 1.2 : Part des différentes thématiques de recherche sur les mirides du cacaoyer en Afrique, évaluée par le nombre de références de publications parues, en fonction de la période historique.

4. Etat des connaissances sur le miride du cacaoyer *Sahlbergella singularis*

Les travaux que nous avons menés au Cameroun depuis le début de l'année 2001 ont révélé que *Distantiella theobroma* était actuellement une espèce rare dans les cacaoyères du bassin de production du centre-sud. Par conséquent, nous avons focalisé les travaux présentés dans cette thèse sur l'espèce *S. singularis*. Toutefois, *D. theobroma* est une espèce proche à tous points de vue : aire de distribution, biologie, écologie, nature des

dégâts et impact économique. De nombreux travaux concernant *D. theobroma*, ou les deux espèces étudiées de manière conjointe, présentent un grand intérêt pour notre étude. C'est pourquoi nous ferons souvent référence à *D. theobroma* dans les différents chapitres du présent travail.

4.1. Distribution géographique

Sahlbergella singularis est une espèce de la zone forestière d'Afrique de l'ouest et d'Afrique centrale (figure 1.3). Son aire de distribution s'étend de la Sierra Leone à la République Démocratique du Congo (RDC). A l'est, elle ne dépasse pas la République centrafricaine. Cette espèce est également présente sur l'île de Bioko (Guinée équatoriale), qui se situe à une trentaine de km du littoral du Cameroun (Entwistle, 1972). Les principaux pays producteurs de cacao concernés par ce ravageur sont la Sierra Leone, le Liberia, la Côte d'Ivoire, le Ghana, le Togo, le Nigeria et le Cameroun.

4.2. Position taxonomique

Le genre *Sahlbergella* et l'espèce *S. singularis* ont été décrits par Haglund en 1895, à partir de spécimens provenant du Congo français. L'insecte est observé pour la première fois sur le cacaoyer au Cameroun par Warburg en 1902, puis au Ghana en 1908, au Nigeria en 1913, en Sierra Leone en 1917, en Côte d'Ivoire en 1928 (in Entwistle, 1972).

La position systématique de *S. singularis* au sein des Hémiptères est la suivante (d'après Delvare et Aberlenc, 1989) :

Ordre :	Hemiptera
Sous-ordre :	Heteroptera
Infra-Ordre :	Cimicomorpha
Super-famille :	<i>Incertae sedis</i>
Famille :	Miridae
Sous-Famille :	Bryocorinae
Tribu :	Odoniellini
Genre :	<i>Sahlbergella</i> Haglund 1895
Espèce :	<i>S. singularis</i> Haglund 1895

Schuh propose en 1976 une classification légèrement différente (Schuh, 2008), où il classe le genre *Sahlbergella* dans la tribu des Dicyphini et la sous-tribu des Odoniellina.

Le genre *Sahlbergella* est exclusivement africain et comprend 6 espèces, la plupart décrites de la région du Congo (Schuh, 2008).

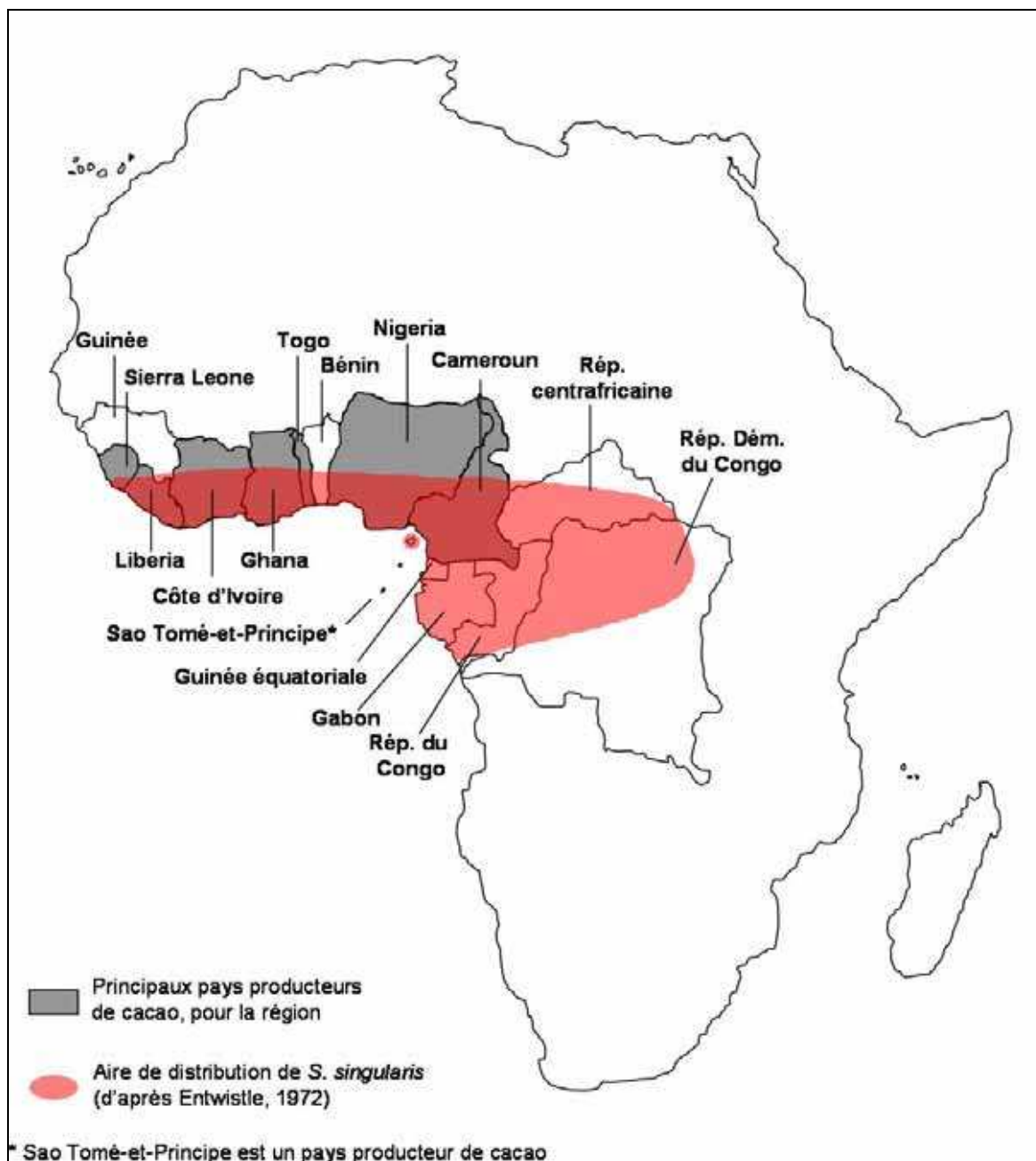


Figure 1.3 : Aire de distribution de *Sahlbergella singularis*.

4.3. Description morphologique

La description proposée ici s'inspire largement de celle proposée par Alibert en 1951 (in Lavabre, 1977b) : l'adulte (figure 1.4) a une taille de 8 à 9 mm chez le mâle et de 9 à 10 mm chez la femelle. L'apparence générale est cryptique, rappelant celle de l'écorce du

cacaoyer. La couleur générale de l'insecte est le marron, mais la tête et l'écusson sont légèrement plus clairs que le reste du corps. La tête est transverse et porte des yeux proéminents et des antennes assez longues, légèrement plus allongées que la moitié du corps de l'insecte. Les antennes comportent quatre articles : le premier est le plus court et de forme ovoïde ; le deuxième est le plus allongé et faiblement renflé à son extrémité ; le troisième est claviforme (en forme de massue) et le quatrième est subelliptique et légèrement plus coloré que le reste de l'antenne. Les antennes sont recouvertes d'une fine pilosité. Le thorax et le scutellum sont ponctués et couverts de protubérances tuberculaires brillantes. Le corselet (pronotum) est plus large que long et présente antérieurement un bourrelet assez net, limité par un sillon transverse. En arrière de ce dernier se trouvent deux petites plaques lisses appelées « cali ». La corie de l'hémélytre est marron-foncé et recouverte d'une pilosité dense. La membrane est noirâtre et ne présente qu'une seule cellule basale. Les pattes sont assez fines et recouvertes de poils courts et denses. Les tibias sont rectilignes.

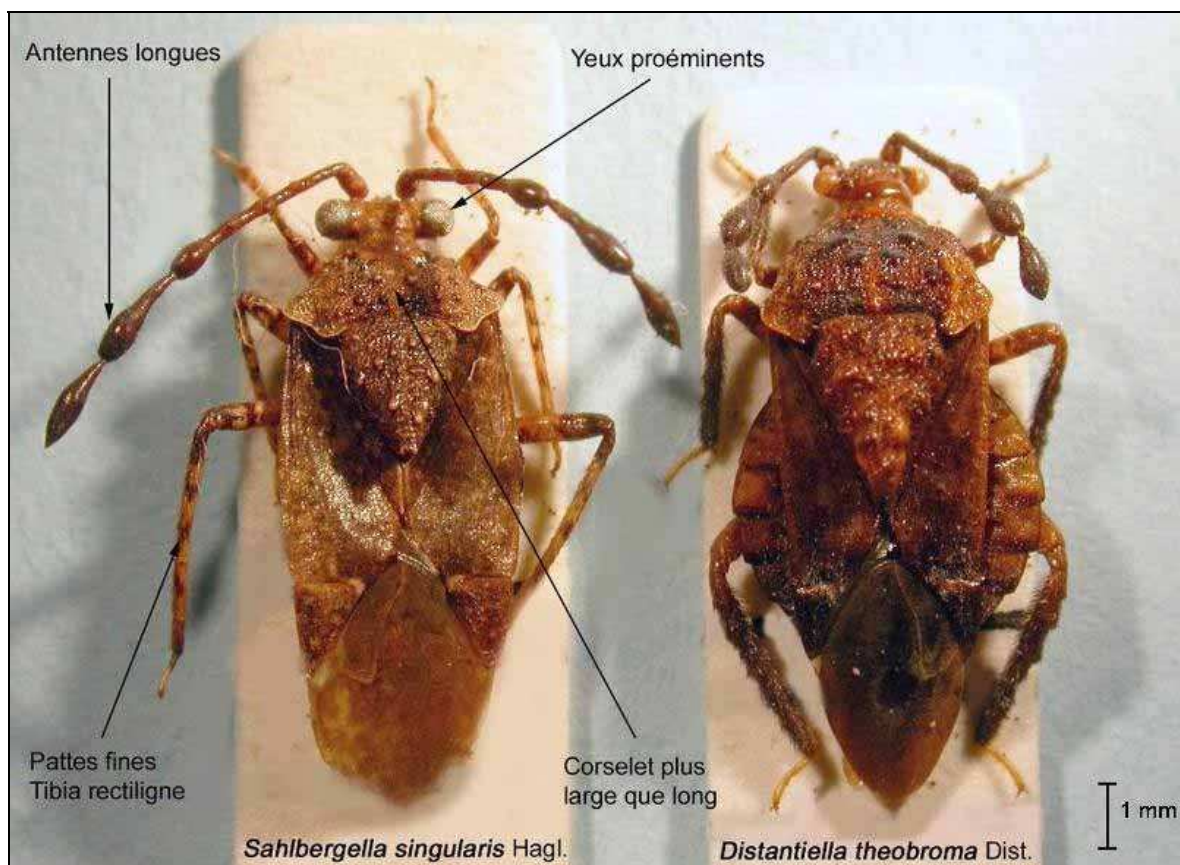


Figure 1.4 : Adultes femelles de *Sahlbergella singularis* et *Distantiella theobroma* et principaux caractères distinctifs de *S. singularis*.

Le cycle de développement de *S. singularis* comprend cinq stades larvaires (figure 1.5). La larve est de couleur rose foncé aux jeunes stades puis devient marron en vieillissant. Elle est de forme globuleuse. Les ébauches d'ailes sont bien visibles sur les derniers stades. Les segments abdominaux sont marqués de gros tubercules arrondis, disposés transversalement sur chaque segment. Les antennes présentent les mêmes caractères que celles des adultes. Les dimensions moyennes des différents stades larvaires sont les suivantes (Kumar et Ansari, 1974) : stade L1 : 1,8 mm, stade L2 : 2,2 mm, stade L3 : 3,5 mm, stade L4 : 4,6 mm et stade L5 : 6.6 mm.



Figure 1.5 : Stades larvaires de *Sahlbergella singularis*.

L'œuf est inséré dans les tissus de la plante hôte (figure 1.6). Il est de forme cylindrique et légèrement incurvée ; sa longueur varie de 1,6 à 1,9 mm. La partie antérieure de l'œuf présente un opercule et deux filaments respiratoires de tailles différentes et de couleur blanche. L'œuf, de couleur blanchâtre, devient rose peu de temps avant l'éclosion.

4.4. Elevage des mirides du cacaoyer

L'élevage est un préalable incontournable à l'expérimentation impliquant des insectes et l'étude de leur biologie. Les premières tentatives d'élevage des mirides du cacaoyer datent probablement des années 1920 et 1930 (Williams, 1953b). Toutefois, Raw (1959) est le

premier auteur à décrire une méthode d'élevage permettant théoriquement d'obtenir plusieurs générations successives de *S. singularis* et *D. theobroma*. Les femelles gravides sont enfermées dans des manchons de tulle fixés sur des semenceaux de cacaoyer âgés de 6 à 9 mois. Lorsqu'une vingtaine d'œufs ont été pondus ou que le jeune plant ne peut plus alimenter les femelles, ces dernières sont transférées dans un nouveau manchon et les semenceaux sont placés dans un insectarium ombragé, jusqu'à l'émergence des premières larves. Ces dernières sont prélevées à l'aide d'un pinceau souple et déposées dans des boîtes de Pétri contenant des branchettes de cacaoyer. Elles sont ensuite transférées sur des cabosses vertes suspendues dans des verres de lampe fermés à l'aide de tissu de moustiquaire afin de faciliter l'aération en évitant la condensation. Les cabosses pourrissent rapidement et sont donc remplacées tous les 4 à 5 jours. Au cours de ce laps de temps, elles peuvent supporter 25 à 30 larves de 1^{er} et 2^{ème} stade et à peu près 5 larves de 5^{ème} stade ou 5 adultes. L'auteur ne donne aucune information sur le succès de son élevage et cette technique est jugée peu productive par les chercheurs qui l'ont expérimentée (Piart, 1977a).

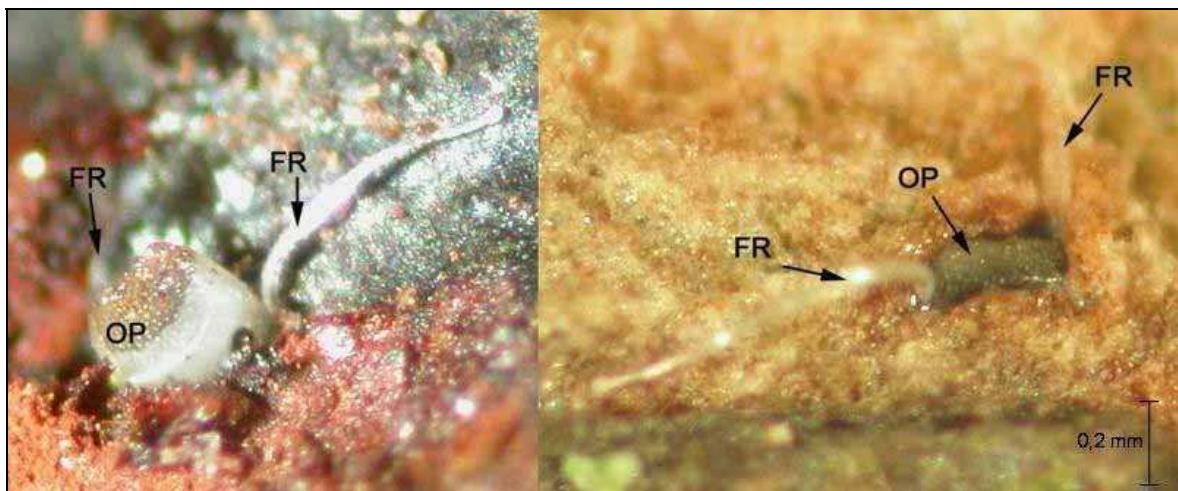


Figure 1.6 : Œufs de *Sahlbergella singularis* insérés dans les tissus de l'hôte (cortex de cabosse à gauche et pédoncule de cabosse à droite). FR : filament respiratoire, OP : opercule.

En 1964, Prins apporte quelques modifications à la technique de Raw et parvient à élever *D. theobroma* de manière plus satisfaisante. Les dispositifs de ponte et d'élevage des larves restent inchangés mais les adultes mâles et femelles sont maintenus, durant leur maturation sexuelle, sur des sections de gourmands de cacaoyer placés dans des verres de lampe bien aérés, entreposés à la température de 24 °C, avec un taux d'humidité relative de 65%. En

outre, l'auteur observe qu'une photopériode de 6 heures par jour seulement favorise la longévité des adultes et la fécondité des femelles. La même année, Youdeowei tente d'adapter la technique de Prins à l'espèce *S. singularis* (in Lavabre, 1969). Cette technique permet alors un développement larvaire satisfaisant mais le taux de reproduction reste insuffisant (Lavabre, 1969).

Les difficultés rencontrées par ces auteurs proviennent en grande partie de contraintes majeures liées à la biologie du développement des mirides du cacaoyer, ainsi résumées par Piart (1977a) : (i) le développement larvaire nécessite une humidité relative supérieure à 80%, (ii) la toxicité salivaire limite fortement la durée de vie des supports alimentaires utilisés (cabosses ou branchettes de cacaoyer), (iii) les sites de ponte et d'alimentation coïncident ce qui entraîne la perte de nombreux œufs en élevage, (iv) tous les stades de développement de l'insecte sont fragiles : l'œuf est inséré dans les tissus végétaux et nécessite un environnement sain pour se développer ; les larves et les adultes ont des appendices très fragiles.

Pour pallier ces difficultés, Piart (1970) propose un nouveau dispositif de ponte pour l'élevage de *D. theobroma* : les adultes sont mis en présence de tronçons de gourmands aoûtés de cacaoyer, d'un diamètre de 2 à 3 cm, renouvelés tous les deux jours et placés dans des cristallisoirs jusqu'à l'éclosion des œufs. L'auteur constate que les femelles pondent facilement sur ce support et que le taux d'éclosion est amélioré. Toutefois, la survie des sections de gourmands de cacaoyer pendant le développement embryonnaire de l'insecte reste aléatoire. C'est pour cette raison que l'auteur les remplace par des sections de gourmands de fromager, *Ceiba pentandra* L. (Malvaceae), plante sur laquelle *D. theobroma* est assez régulièrement observé dans la nature. Le fromager présente des capacités végétatives très supérieures au cacaoyer : les tronçons aoûtés de fromager utilisés pour la ponte émettent de petits rameaux feuillés à partir des bourgeons axillaires lorsque leur extrémité inférieure est plongée dans l'eau. Ils permettent donc le développement embryonnaire dans des conditions optimales et l'alimentation des toutes jeunes larves. L'auteur compare les valeurs alimentaires du cacaoyer et du fromager vis à vis de l'espèce *D. theobroma* et estime qu'elles sont très voisines. L'auteur adopte alors une technique d'élevage de *D. theobroma* proche de la précédente mais uniquement sur fromager (Piart, 1970). Cette technique permet à Piart d'élever *D. theobroma* pendant 10 générations successives, en 14 mois. Après cette période, l'auteur constate une baisse progressive, puis

une chute brutale de la fécondité des femelles, ce qui l'amène à formuler plusieurs hypothèses : augmentation de la consanguinité au sein de la population d'élevage ; carences alimentaires ; diminution de la pression sélective et croissance accélérée des insectes entraînant une baisse de leur métabolisme (Piart, 1977a).

Les années 1980 et 1990 apportent peu d'amélioration aux techniques d'élevage des mirides du cacaoyer. Toutefois Padi *et al.* (1996) mettent en évidence le potentiel des fruits de l'arbre *Desplatsia dewevrei* (De Wild. & T. Durand) Burret (Malvaceae) pour l'élevage de *S. singularis*. Les fruits de *D. dewevrei* sont à la fois extrêmement résistants, de conservation aisée, et peu sensibles aux piqûres des mirides. La technique utilisée par Padi *et al.* permet à *S. singularis* d'effectuer l'ensemble de son cycle de développement sur un même fruit, mais les auteurs ne fournissent pas d'information sur le succès de l'élevage sur cette nouvelle plante hôte.

Plus récemment, Babin *et al.* (2003) testent plusieurs sources d'alimentation pour l'élevage de *S. singularis*, parmi lesquelles les fruits de *D. dewevrei* à divers degrés de maturité, les fruits de la corète potagère (*Corchorus olitorius* L., Malvaceae) et du Gombo (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench, Malvaceae), qu'ils comparent aux branchettes, aux chérelles et aux cabosses de cacaoyer. Les fruits de la corète et du gombo présentent des traces de piqûres, mais ils ne permettent pas la survie des larves au-delà de 24 heures. Les adultes de *S. singularis* s'alimentent sur les fruits verts de *D. dewevrei* et peuvent survivre sur ce support une dizaine de jours. Toutefois, les auteurs n'observent pas de ponte et émettent l'hypothèse que les femelles sont incapables d'insérer leurs œufs dans le cortex de ces fruits, qui est extrêmement dur (Babin *et al.*, 2003). Les branchettes de fromager (*Ceiba pentandra*) sont également testées, mais elles sont abandonnées car il est difficile de s'en procurer sur le site d'étude. Les auteurs développent alors une nouvelle technique sur cacaoyer qui leur permet de maintenir un élevage au laboratoire depuis 2003 et d'améliorer les connaissances sur la biologie de *S. singularis* (Babin *et al.*, 2003 ; Babin *et al.*, 2006a ; Babin *et al.*, 2008) . Nous ne détaillerons pas ici cette technique car elle fait l'objet de la première partie du chapitre 2 de cette thèse.

4.5. Cycle de développement

Les données sur la biologie de *S. singularis* sont généralement anciennes et incomplètes. Ces lacunes sont en grande partie dues aux difficultés qu'ont rencontrées les entomologistes à élever cette espèce. Jusqu'à un passé récent, les tentatives d'élevage de *S.*

singularis ont d'ailleurs été moins nombreuses et moins fructueuses que celles visant à élever *D. theobroma* (voir paragraphe précédent).

Le tableau 1.3 synthétise les principales données du cycle de développement de *S. singularis* issues de la littérature. Le cycle biologique de *S. singularis* est décrit pour la première fois par Cotterell en 1926. Sur le cacaoyer, la femelle de *S. singularis* insère ses œufs individuellement ou plus rarement par deux dans le cortex des cabosses ou sous l'écorce des jeunes branches, des gourmands et des pédoncules des feuilles et des cabosses. Seuls le sommet de l'œuf (opercule) et les deux filaments respiratoires sont visibles (figure 1.6) (Williams, 1953b ; Raw, 1959). Lors d'une phase de ponte, la femelle ne déposerait pas plus de 4 œufs (Williams, 1953b). Les données de fécondité sont extrêmement variables d'une étude à l'autre, du fait surtout des difficultés rencontrées par les auteurs à maintenir en vie suffisamment longtemps les femelles de *S. singularis*. La fécondité moyenne serait comprise entre 30 et 50 œufs par femelle et la fécondité moyenne journalière serait proche de 4 œufs par femelle et par jour (Williams, 1953b). La fécondité apparaît également très variable au sein des populations étudiées. En disséquant des femelles, Houiller (1964) montre qu'une proportion importante de la population qu'il étudie ne porte pas d'œufs (jusqu'à 2 femelles sur 3 chez *S. singularis*). Babin *et al.* (2006a) montrent que 30 % des femelles de leur élevage ne produisent pas de larves. En revanche, certaines femelles sont très fécondes : un maximum de 179 œufs par femelle a été observé (Entwistle, 1972). Les facteurs expliquant la variabilité de la fécondité chez les mirides du cacaoyer sont encore mal connus. Ils pourraient être d'ordre trophique, climatique ou génétique.

La durée du développement embryonnaire serait comprise entre 15 et 20 jours avec une durée minimale de 9 jours (Youdeowei, 1973) et une durée maximale de 21 jours (Kumar et Ansari, 1974). Williams (1953b) suggère que la mortalité des œufs est probablement faible dans la nature, du fait que ceux-ci sont insérés dans les tissus des plantes hôtes. Pourtant, Youdeowei obtient en 1973 des taux d'éclosion de 30 à 82 % lors d'une étude du développement de *S. singularis* sur des gourmands de cacaoyer en plantation. En outre, cet auteur signale que, dans les conditions d'élevage, le taux de mortalité des œufs avoisine 70%.

Tableau 1.3 : Données du cycle biologique de *Sahlbergella singularis* (les nombres en italiques représentent les valeurs extrêmes obtenues par les différents auteurs).

Fécondité (œufs/femelle)		30	51,2				0 - 47 ²	57 max : 179	35,2 max : 65	46-51	46					
Fécondité journalière (œufs/femelle/jour)			4,2													
Fécondité (larves/femelle)													25 14-46	14,5 max : 79		
Fécondité journalière (larves/femelle/jour)													1,7			
Durée de développement (en jours)	Œuf	14-17			18	16-19			13,1	9-18	13-21	17,4	13-21		min : 16	
	L1				4	3-5			3,2			4,5	3-8		2,7	2-4
	L2			4,0	4	3-5			3,5			4,8	3-7		2,9	2-4
	L3			4,3	4	3-10			4,8			4,5	3-6		3,5	2-5
	L4			4,5	5	4-9			4,8			4,7	3-7		3,7	2-7
	L5			5,8	7	5-11			4,9			5,2	3-8		6,3	3-9
	Larvaire	23-24			23	18-36			21,4		23-24	23,7			19,1	
	Totale	37-41	47,9 ¹		41	35-52			34,4					40	46 ¹	
Durée de maturation des femelles (en jours)		4-5			7				3-7		4-7					
Durée de vie des femelles (en jours)					25-30			< 30		20				14,2 5-24		
Références		Cotterell 1926	Williams 1953b	Williams 1954	WACRI, in Lavabre, 1961	Houiller 1964	Entwistle 1972	Youdeowei 1973	Kumar et Ansari, 1974		WACRI, in Lavabre, 1977b		Babin <i>et al.</i> , 2003		Babin <i>et al.</i> , 2006a	

¹ Durée de développement de l'œuf à la femelle prête à pondre (période de maturation sexuelle incluse).

² Obtenu par dissection des femelles.

Le développement larvaire de *S. singularis* comprend 5 stades (figure 1.5), dont la durée croît sensiblement des jeunes stades aux stades âgés. En effet, la durée de développement du stade L1 est de 3 à 4 jours en moyenne et celle du stade L5 de 5 à 7 jours en moyenne (tableau 1.3). La durée totale du développement larvaire est de 20 à 25 jours environ, avec un minimum de 18 jours et un maximum de 36 jours (WACRI, in Lavabre, 1961). Dans les conditions d'élevage ($T = 24,7 \pm 0,9$ °C, H.R. = $84,5 \pm 6,8$ %, photopériode : 12:12 L:D), le taux de survie larvaire a été évalué à 68,2 % par Babin *et al.* (2006a).

La dernière mue larvaire, ou mue imaginale, donne naissance à un adulte ailé, mâle ou femelle. Chez *S. singularis*, dans les conditions d'élevage, le sexe ratio est faiblement biaisé en faveur des femelles, avec un pourcentage de femelles proche de 60 % (Babin *et al.*, 2003 ; Babin *et al.*, 2006a). Les mâles atteignent la maturité sexuelle en 2 jours (Collingwood, 1977a), alors que les femelles ne s'accouplent qu'après 3 à 7 jours (tableau 1.3). Lorsqu'elles sont matures, les femelles vierges de *D. theobroma* adoptent une position d'appel caractéristique, les pattes arrière tendues élevant l'abdomen au-dessus du support (King, 1973a). Cette position permet à la femelle d'émettre une phéromone sexuelle qui attire les mâles et favorise l'accouplement. Un tel comportement n'a pas été observé chez *S. singularis* (King, 1973a). Toutefois, plus récemment, l'existence d'une phéromone sexuelle a également été démontrée chez cette espèce (Padi *et al.*, 2000). Au laboratoire, l'accouplement des adultes de *S. singularis* a généralement lieu dans la soirée et peut durer jusqu'à 1h30 (Youdeowei, 1973). L'accouplement se fait en opposition : un mâle et une femelle se trouvent opposés par l'extrémité de leur abdomen. La durée de vie des femelles de *S. singularis* ne dépasserait pas une trentaine de jours en élevage (tableau 1.3).

4.6. Comportement d'alimentation et dégâts sur le cacaoyer

Sahlbergella singularis est, comme tous les hémiptères, un insecte de type piqueur-suceur. Ces insectes s'alimentent en aspirant divers liquides nutritifs comme le sang ou la sève après avoir perforé les téguments animaux ou végétaux. Leurs pièces buccales se présentent sous la forme d'un rostre (figure 1.7). Celui-ci comprend toutes les pièces buccales de l'insecte primitif, à l'exception des palpes qui ont disparu. Toutefois, ces pièces buccales ont profondément évolué pour s'adapter au mode d'alimentation de l'insecte. Ainsi, le labium s'est creusé en une gouttière qui forme un étui avec le labre. Cet étui renferme les mandibules et les maxilles qui se sont considérablement allongées et

effilées pour donner les stylets. Les stylets maxillaires sont étroitement accolés et sont creusés sur toute leur longueur de canaux : le canal alimentaire, le plus important, est en position antérieure, le canal salivaire est en position postérieure (Lavabre, 1970 ; Delvare et Aberlenc, 1989). Au moment de la prise de nourriture, les mirides insèrent leurs stylets dans les tissus végétaux et injectent une salive toxique par le canal salivaire. Chez les Bryocorinae, la salive est injectée en grande quantité et ne subit aucune gélification (Carayon, 1977). Elle contient des enzymes histolytiques, probablement des estérases, qui lysent les cellules des tissus environnant le point de piqure (Williams, 1953a). Le lysat cellulaire est ensuite aspiré par le canal alimentaire.

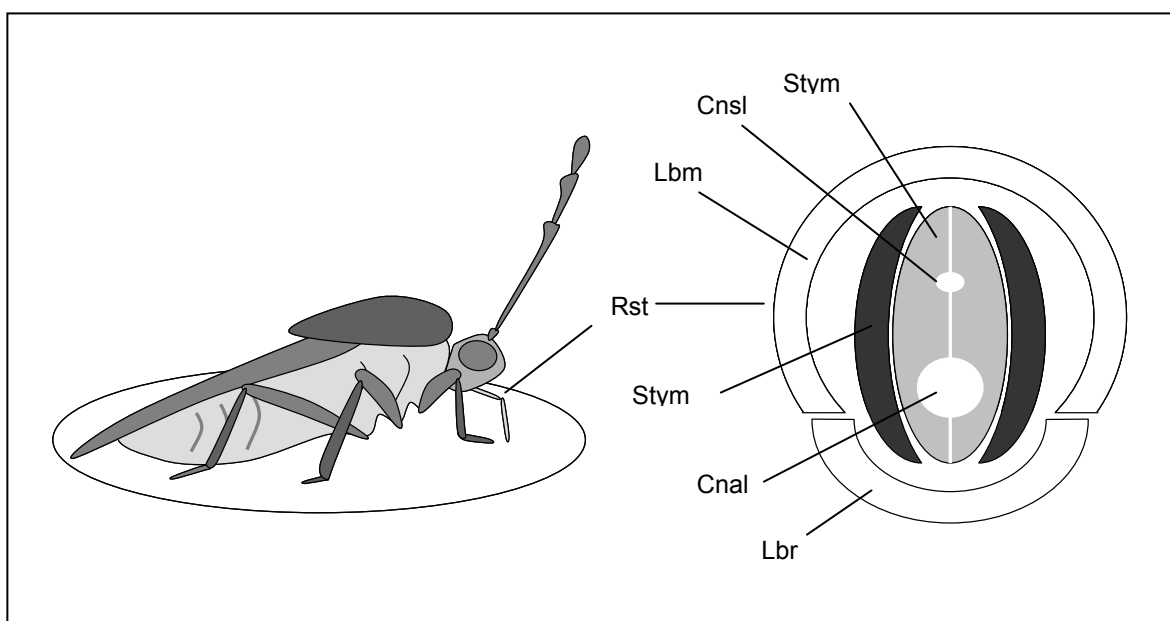


Figure 1.7 : Représentation schématique de *Sahlbergella singularis* en cours d'alimentation et coupe transversale du rostre des hémiptères (d'après Delvare et Aberlenc, 1989). Cnal, canal alimentaire, Cnsl, canal salivaire, Lbm, labium, Lbr, labre, Rst, rostre, Stymb, stylet mandibulaire, Stymx, stylet maxillaire.

Dans la nature, *S. singularis* semble s'attaquer de préférence aux cacaoyers adultes (Cotterell, 1926). Toutefois, au laboratoire, Posnette (1943) a montré que cette espèce s'alimentait indifféremment de branchettes provenant de jeunes cacaoyers et de branchettes provenant de cacaoyers matures. Les adultes et les larves de *S. singularis* trouveraient donc sur les cacaoyers plus âgés un environnement plus adapté à leur mode de vie, notamment de nombreux refuges dans les anfractuosités de l'écorce, qui leur permettraient de fuir la lumière et d'échapper à leurs prédateurs. Quoiqu'il en soit, *S. singularis* s'alimente en

piquant les fruits du cacaoyer à différents stades de développement (chérelles et cabosses), les pousses aoûtées ou semi-aoûtées à l'extrémité des branches et les pousses orthotropes, encore appelées gourmands, qui apparaissent à la base du tronc ou sur les branches du cacaoyer.

D'un point de vue évolutif, il est probable que *S. singularis* ait été dans les premiers temps de son adaptation au cacaoyer, un insecte piqueur de cabosses exclusivement. C'est en effet le cas de la majorité des mirides Bryocorinae du cacaoyer dans le monde (Entwistle, 1972). D'autre part, plusieurs travaux ont montré que les cabosses sont mieux adaptées aux besoins alimentaires de *S. singularis* (Houillier, 1964 ; Piart, 1977b). La compétition pour les cabosses, ou leur disparition au moment de la récolte, auraient donc contraint *S. singularis* à s'adapter aux branchettes et gourmands de cacaoyer pour l'alimentation et la ponte (Piart, 1977b).

Du fait de l'abondance et de la toxicité de la salive injectée, les piqûres alimentaires des Bryocorinae entraînent la formation de lésions de type stigmonose, beaucoup plus importantes que celles provoquées par la majorité des Miridae (Carayon, 1977). Peu de temps après la piqûre apparaît une zone gorgée d'eau, de forme et de taille variables en fonction de l'organe attaqué et du stade de développement de l'insecte. En quelques minutes, cette zone se creuse du fait de l'affaissement des tissus sous-jacents et devient brune puis noire (Williams, 1953a). Après 3 semaines environ, la dépression se dessèche et commence à se fissurer (Crowdy, 1943).

Sur les cabosses, la zone de piqûre prend alors la forme d'un bouchon noir de tissus morts, nettement différenciables des tissus sains alentour (Williams, 1953a). En cas de piqûres multiples, ces zones peuvent se rejoindre pour former des crevasses dans le cortex des fruits (figure 1.8A). Il est rare que ces zones de tissus morts recouvrent plus de la moitié de la surface du cortex. En effet, les larves et les adultes de *S. singularis* sont lucifuges et préfèrent s'alimenter sur la partie de la cabosse qui repose sur l'écorce du tronc du cacaoyer. Les dégâts sont donc généralement limités à cette zone. Ainsi, pour les cabosses adultes, ces dégâts sont généralement superficiels et n'entraînent pas directement de pertes de fèves significatives. Toutefois, des cas de pourriture des cabosses du fait d'infections fongiques, facilitées par la présence de crevasses dans le cortex, ont été rapportés (Entwistle, 1972). Quant aux dégâts occasionnés aux chérelles, ils peuvent entraîner des

déformations importantes des fruits en cours de croissance (figure 1.8A), voir le dessèchement du fruit si le pédoncule est atteint (Williams, 1953a).



Figure 1.8 : Dégâts de *Sahlbergella singularis* sur le cacaoyer. A : piqûres sur une jeune cabosse avec formation de crevasses dans le cortex et déformation du fruit (le fruit a été retourné, les points de piqûres se trouvant au point de contact entre la cabosse et le tronc), B : chancre sur un rameau semi-aoûté, C : chancres sur l'écorce d'une branche, D : dessèchement des feuilles après piqûres des jeunes rameaux, E : « die-back » dû à une infection par un champignon parasite (des gourmands sont visibles au pied des arbres).

Toutefois, la plus grande part des pertes de production dues aux mirides en Afrique est due aux attaques sur les rameaux et les branches. Les dégâts occasionnés prennent différents

aspects et sont d'impact variable. Crowdy (1947) décrit en détail l'action de la salive sur les tissus de tiges de semenceaux âgés d'un à deux ans. Peu de temps après la piqure, il constate un affaissement du parenchyme médullaire de la région corticale. La lésion peut atteindre les rayons médullaires du xylème mais le phloème et le cambium adjacent sont généralement peu touchés. Peu de temps après l'attaque, un cambium secondaire apparaît et élimine les tissus morts de la région corticale tout en remplaçant le cambium primaire atteint par la lésion. Après 12 jours environ, le cambium primaire est rétabli et fonctionne normalement.

Crowdy décrit ici la réaction de cicatrisation de tissus lignifiés, mais lorsque les mirides s'attaquent aux rameaux verts, les lésions entraînent généralement la destruction des vaisseaux conducteurs et une rupture brutale et définitive de l'alimentation en sève de la partie terminale des branches, qui se dessèche (Williams, 1953a). Les jeunes feuilles brunissent mais restent accrochées plusieurs semaines aux branches, donnant au cacaoyer un aspect caractéristique (figure 1.8D). Dans les plantations fortement infestées, ce type de dégâts peut être observé sur de grandes superficies. Ces dégâts apparaissent généralement après la récolte, pendant la période de croissance végétative des cacaoyers, au moment où les larves qui s'alimentaient sur les cabosses sont contraintes de se déplacer à l'extrémité des branches pour s'alimenter aux dépens des jeunes pousses. Ces dégâts, qui peuvent être amplifiés par la saison sèche, sont spectaculaires mais ils n'ont qu'un impact à court terme sur la production car les cacaoyers compensent généralement les pertes de feuillage sans difficulté.

En revanche, certaines zones des plantations, appelées « poches à mirides », présentent des cacaoyers particulièrement endommagés par les attaques répétées de mirides. L'écorce de ces arbres est recouverte de chancres et la couronne comporte de nombreuses branches dénudées, ce qui a valu à ceux-ci le surnom de « tête de cerf » (*stagheaded tree*) (Williams, 1953a). Ces poches à mirides concernent généralement quelques dizaines d'arbres, qui sont particulièrement improductifs et portent de nombreux gourmands. Ces derniers sont attractifs pour les mirides qui s'y alimentent et y pondent, de telle sorte que ces « poches à mirides » s'installent de manière durable et finissent généralement par entraîner la mort des arbres. Il semblerait que leur apparition soit en grande partie liée à des facteurs environnementaux (voir § 4.8.2.2).

D'après Crowdy (1947), les lésions dues aux piqûres alimentaires des mirides sont, dans la nature, régulièrement infectées par un champignon parasite : *Calonectria rigidiuscula* (Berk. & Br.) Sacc.. L'auteur montre que, sur des rameaux lignifiés prélevés dans la nature, les lésions infectées par ce champignon sont nettement plus profondes que celles non infectées, atteignant largement le xylème et le phloème. En quelques semaines, les lésions infectées évoluent en chancre sur les branches. Crowdy démontre ainsi le rôle de *C. rigidiuscula* dans la formation des chancres, qui s'accumulent sur les branches et le tronc des arbres et les fragilisent (figure 1.8C). En outre, la croissance du champignon s'effectue à l'intérieur du xylème et du cambium de la plante entraînant des perturbations dans la circulation de la sève. Cela se traduit par la mort de branches entières, de la totalité de la couronne, voire de l'arbre entier (figure 1.8E). Cette maladie, qui se propage de la partie terminale des branches vers le tronc, est couramment dénommée « die-back ». Des gourmands apparaissent généralement sur les parties saines des branches et du tronc (base). La sensibilité des cacaoyers au « die-back » pourrait être amplifiée par une sécheresse intense, pendant l'harmattan notamment (Crowdy, 1947).

4.7. Impact économique

Compte-tenu de la diversité des dégâts occasionnés par les mirides du cacaoyer et de l'implication d'infections fongiques, l'impact économique de ces ravageurs est difficile à évaluer. En 1944, Box suggère que les pertes de production dues aux mirides ne peuvent être inférieures à 20 % (in Williams, 1953a). En 1958, les pertes de production dues à *S. singularis* et *D. theobroma* sont estimées à 80 000 tonnes au Ghana, 20 000 tonnes en Côte d'Ivoire et 15 000 tonnes au Cameroun (Lavabre *et al.*, 1962). Rapportées à la production de cacao de ces différents pays, les pertes atteignaient à cette période 25 à 30 %. Toutefois, selon certains auteurs, ces pertes ont été sous-estimées, compte-tenu des gains de rendement exceptionnels obtenus au Ghana notamment à la fin des années 50 et au début des années 60, à la suite des campagnes de lutte anti-mirides à grande échelle (in Lavabre, 1977d). Au Cameroun, il apparaît que la production de cacao n'a pas bénéficié dans la même mesure des campagnes de lutte anti-capsides, du fait probablement des pertes importantes de production dues à la pourriture brune des cabosses (*Phytophthora*) (Lavabre, 1977d).

4.8. Ecologie

4.8.1. Plantes hôtes

Le cacaoyer a été introduit en Afrique de l'ouest à la fin du 19^{ème} siècle et les mirides Bryocorinae se sont adaptés à cette plante hôte au fur et à mesure de son expansion dans cette région (Entwistle, 1972). *Sahlbergella singularis* est une espèce oligophage de la zone forestière d'Afrique de l'ouest et d'Afrique centrale, qui se nourrit principalement aux dépens de plantes ligneuses arbustives ou arborées de l'ordre des Malvales et plus précisément des familles des Sterculiaceae, Malvaceae, Tiliaceae et Bombacaceae. Selon la classification phylogénétique des angiospermes ou classification APG (Angiosperm Phylogeny Group) (Contributeurs à Wikipédia, 2008), ces différentes familles occupent aujourd'hui le rang de sous-familles au sein de la famille des Malvaceae (Hinsley, 2008). Le tableau 1.4 fournit la liste des plantes hôtes alternatives de *S. singularis* proposée par Entwistle (1972), dont la nomenclature a été revue selon la classification APG (Hinsley, 2008). En 1996, au Ghana, des larves et des adultes de *S. singularis* sont découverts sur des fruits de *Desplatsia dewevrei* (De Wild & Th. Dur.) (Padi *et al*, 1996). Ce petit arbre de la zone forestière d'Afrique tropicale, de la Guinée à l'Ouganda, était autrefois classé parmi les Tiliaceae, mais selon la classification phylogénétique actuelle, il appartiendrait à la famille des Malvaceae, plus précisément à la sous-famille des Grewioideae (Hinsley, 2008). Au Cameroun, la présence de *D. dewevrei* a été signalée, mais *S. singularis* n'a pas été observé sur les fruits de cet arbre dans la nature. Une expérimentation de laboratoire a confirmé que *S. singularis* s'alimente au détriment des fruits de cette espèce (Babin *et al*, 2003). Toutefois, la capacité de *S. singularis* à se reproduire sur *D. dewevrei* est à confirmer.

Le genre *Cola* regroupe des espèces très proches, dont l'aire de répartition est similaire à celle de *S. singularis* et les colatiers sont parfois considérés comme les plantes hôtes d'origine de cette espèce (Piart, 1977b). Les espèces cultivées de colatiers, principalement *C. nitida* et *C. acuminata*, sont très régulièrement associées aux cacaoyères et certains auteurs supposent que cette association aurait pu contribuer à l'introduction et à la dispersion des mirides dans l'ensemble des zones de culture du cacaoyer en Afrique (Piart, 1977b). Toutefois, cette hypothèse est mise en doute par le fait que certaines cacaoyères fortement infestées par *S. singularis* hébergent des colatiers sains (Entwistle, 1972). En outre, dans certaines régions de la République centrafricaine, les cacaoyères sont peu

attaquées mais comportent des colatiers fortement infestés par *S. singularis* (Boulard, 1967). Ces observations portent à croire que plusieurs biotypes du ravageur existent, adaptés à des plantes hôtes différentes.

Tableau 1.4 : Liste des plantes hôtes alternatives de *Sahlbergella singularis* d'après Entwistle (1972) et Padi *et al* (1996) (nomenclature mise à jour selon la classification phylogénétique) (Hinsley, 2008).

Famille	Sous-famille	Nom scientifique	Localité
Malvaceae	Brownlowioideae	<i>Berrya ammonilla</i> Roxb.	Sierra Leone
			Ghana
	Bombacoideae	<i>Bombax buonopozense</i> P.Beauv.	République du Congo
		<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Ghana
			Cameroun
	Sterculioideae	<i>Cola acuminata</i> (P. Beauv.) Schott & Endl.	République du Congo
			Nigeria
			Ghana
		<i>Cola diversifolia</i> De Wild. & T.Durand	République du Congo
		<i>Cola gigantea</i> A. Chev. var. <i>glabrescens</i>	Ghana
		<i>Cola lateritia</i> K. Schum. var. <i>maclaudi</i>	Ghana
		<i>Cola millenii</i> K. Schum	Côte d'Ivoire
			Ghana
			Nigeria
		<i>Cola nitida</i> (Vent.) Schott. & Endl.	Nigeria
		<i>Sterculia foetida</i> L.	Ghana
		<i>Sterculia rhinopetala</i> K. Schum.	Ghana
	Malvoideae	<i>Gossypium</i> sp.	Ghana
	Dombeyoideae	<i>Nesogordonia papaverifera</i> (A. Chev.)	Ghana
		Capuron	
	Byttnerioideae	<i>Theobroma bicolor</i> Bonpl.	Ghana
		<i>Theobroma microcarpum</i> Mart.	Ghana
		<i>Theobroma speciosum</i> Willd. ex Spreng.	Ghana
	Grewioideae	<i>Desplatsia dewevrei</i> De Wild & Th. Dur.	Ghana

4.8.2. Milieu de vie dans la cacaoyère

4.8.2.1. A l'échelle de l'arbre

Les mirides du cacaoyer sont des insectes photophobes (Madge, 1968), de mœurs crépusculaires et nocturnes (Entwistle, 1972). Dans la nature, pendant la journée, les larves et les adultes de *S. singularis* se réfugient fréquemment dans les zones de contact entre les cabosses et l'écorce du tronc et des branches du cacaoyer. Ils choisissent également les zones de jonction entre les branches et les anfractuosités de l'écorce. Ces sites seraient choisis dans le but d'échapper aux rayons directs du soleil, aux conditions de température et d'humidité relative extrêmes, ainsi qu'aux prédateurs (Entwistle, 1972 ; Youdeowei,

1977). Une heure environ avant la tombée de la nuit (Paterson in Entwistle, 1972), les insectes quittent ces lieux de repos pour se rendre sur les sites d'alimentation et de ponte : cabosses et pousses orthotropes (gourmands) sur le tronc et les branches, et rameaux verts aux extrémités des branches, où ils seraient actifs jusqu'à l'aube. Les larves de mirides sont assez lentes et relativement peu mobiles et, généralement, elles passent l'ensemble de leur développement sur un même cacaoyer (Youdeowei, 1977).

4.8.2.2. A l'échelle de la plantation

Les populations de *S. singularis* sont fortement agrégées au sein des plantations (Williams, 1953a ; Youdeowei, 1965 ; Lotodé, 1969 ; Youdeowei, 1971a ; Nwana et Youdeowei, 1978 ; Babin *et al.*, 2006b). Ce fait a été plusieurs fois démontré par l'application de la loi de Taylor (1961). Les indices d'agrégation obtenus par les différents auteurs sont similaires quelles que soient les conditions expérimentales, les valeurs oscillant entre 1,65 et 1,77. Ces résultats suivent les attendus de la loi de Taylor qui stipule que l'indice d'agrégation est constant et caractéristique pour une espèce donnée.

Ainsi, dans les plantations, la plupart des cacaoyers sont indemnes de mirides alors qu'une minorité de cacaoyers hébergent la totalité de la population, à des densités allant de quelques individus à quelques dizaines d'individus par cacaoyer. L'explication de ce phénomène reste purement hypothétique. Williams (1953a) estime que dans une plantation homogène, la distribution spatiale de la population est initialement déterminée par le comportement de ponte des femelles, qui dispersent leurs oeufs de manière aléatoire et par groupes de taille variable. Certains cacaoyers, particulièrement propices au développement des larves, présentent des dégâts plus importants, qui conduisent à la dégradation de la frondaison et à la formation de pousses orthotropes (ou gourmands). Ces dernières sont des sites d'oviposition et d'alimentation recherchés par les mirides. Ainsi, la population s'installe de manière durable sur ces cacaoyers devenus particulièrement attractifs du fait des attaques de mirides elles-mêmes. Ces attaques conduisent en quelques mois à la formation de « poches à mirides », telles que décrites dans le § 4.6.

Les cacaoyères sont rarement des milieux homogènes et, lors de la ponte, les femelles semblent porter leur choix sur des cacaoyers rendus particulièrement attractifs par l'action de certains facteurs environnementaux. Dans les parcelles ombragées, les « poches à mirides » se forment généralement dans les « trous de lumière », où la canopée surplombant la cacaoyère est interrompue (Williams, 1953a ; Entwistle, 1972). Youdeowei

(1971a) a étudié pendant un peu plus d'une année la formation des « poches à mirides » au sein d'une parcelle cultivée sans ombrage. Il a démontré que les cacaoyers localisés dans les zones où l'intensité lumineuse mesurée sous la frondaison des cacaoyers était la plus forte étaient les plus attaqués par *S. singularis*. En accord avec Williams (1953a), l'auteur suggère que les zones où la canopée des cacaoyers est interrompue attirent les femelles au moment de la ponte et constituent les sites d'origine des « poches à mirides ».

La lumière serait donc un facteur environnemental favorisant les attaques de mirides. Etant donné le caractère photophobe des mirides du cacaoyer, les mécanismes impliqués dans ce phénomène semblent complexes et ils n'ont pas encore été déterminés de manière indiscutable. Youdeowei (1971a) émet l'hypothèse que le phototropisme des adultes femelles serait inversé pendant la phase de ponte. L'apparition des « poches à mirides » pourrait être également liée à la croissance végétative du cacaoyer qui serait, dans les zones ensoleillées, favorable au développement des mirides.

Parmi les autres facteurs agro écologiques ayant un rôle potentiel sur la distribution spatiale des mirides nous pouvons citer les ennemis naturels. Nous aborderons cette thématique au § 4.10.

4.8.2.3. A l'échelle du paysage

Il existe relativement peu d'information sur la distribution spatiale des mirides à l'échelle du paysage. Au Ghana, Williams (1953b) observe que certaines plantations isolées des principales zones de production cacaoyère présentent elles aussi des dégâts importants de mirides. Lavabre (1960) constate qu'au Cameroun, les cacaoyères situées en savane sont nettement plus infestées par *S. singularis* que les plantations de la zone forestière. Ce phénomène pourrait être lié au fait qu'en savane les cacaoyères sont généralement cultivées sous un ombrage moins dense qu'en forêt, où les grands arbres sont généralement laissés sur pied au moment de l'installation de la plantation. Quoiqu'il en soit ce domaine de recherche reste vierge, malgré l'intérêt certain qu'il présente pour la lutte contre les mirides.

4.8.3. Capacités de dispersion

Les larves de *S. singularis* sont peu mobiles et le potentiel de dispersion de cette espèce est entièrement déterminé par les capacités de vol des adultes. Ces dernières ont été étudiées au Ghana et au Nigeria, suivant différentes méthodes. Youdeowei (1972) utilise une

méthode statique en observant le vol d'adultes de *S. singularis* et *D. theobroma* fixés à l'extrémité d'une épingle. Leston (1973a) observe le vol libre des deux espèces dans leur milieu naturel et au laboratoire. Enfin, King (1973b) utilise une méthode de mesure actographique, basée sur l'enregistrement acoustique des mouvements d'adultes de mirides dans une cage métallique. Ces auteurs démontrent que les mirides adultes peuvent voler 24 heures après la mue imaginale, mais que le premier long vol ne survient qu'au bout de 3 à 5 jours. Leston (1973a) observe que le vol peut être déclenché par l'arrivée d'un prédateur et que, dans ce cas, le vol est court et en zig-zag ou en spirale. Youdeowei (1972) distingue deux types de vol chez *S. singularis* : le vol trivial et le vol de dispersion. Le vol trivial ne dure que quelques secondes et l'auteur suggère qu'il a pour but principal la recherche de nourriture ou du partenaire sexuel au sein de l'habitat de l'insecte. Quant au vol de dispersion, il peut durer plus de 30 minutes et permet aux mirides de coloniser de nouveaux habitats. Grâce à sa méthode statique, Youdeowei (1972) observe que les femelles de *S. singularis* sont capables de voler plus d'une heure sans interruption et les mâles plus d'une heure et demie. Leston (1973a) estime que la distance moyenne parcourue par les adultes de *D. theobroma* est de 1,1 Km pour les femelles et 2,3 Km pour les mâles, à la vitesse moyenne de 3,4 m/seconde.

4.9. Variations saisonnières

Au Cameroun, si la collecte de *S. singularis* est généralement fructueuse pendant la période de fructification du cacaoyer, de juillet à décembre, elle devient problématique après la récolte des cabosses. En janvier et février, la présence des mirides est toutefois révélée par les dégâts importants que subissent les frondaisons des cacaoyers et il est encore possible de collecter des individus sur les gourmands et les branches. Mais à partir de mars-avril et jusqu'au mois de juin la présence des mirides est difficile à déceler et les collectes restent généralement sans résultat (observation personnelle).

Ce phénomène s'explique par le fait que les populations de *S. singularis* connaissent des variations importantes d'effectifs au cours de l'année. Dans les différents pays où la dynamique des populations de mirides a été étudiée, ces fluctuations se sont révélées extrêmement marquées et assez similaires d'un pays à l'autre, tant par leur amplitude que par leur allure générale et ce quelle que soit la méthode d'évaluation utilisée (Williams, 1954 ; Lavabre, 1960 ; Lavabre *et al.*, 1962 ; Gibbs *et al.*, 1968 ; Bruneau de Miré, 1970 ; Anon., 1987 ; N'guessan et Coulibaly, 2000). La figure 1.9 présente quelques exemples de

courbes de fluctuations de *S. singularis* au Ghana (d'après Williams, 1954), au Cameroun (d'après Lavabre, 1960) et en Côte d'Ivoire (d'après Lavabre *et al.*, 1962). Le premier graphique a été obtenu par des comptages à vue des mirides sur le tronc et les branches des cacaoyers. Les deux graphiques suivants présentent les résultats de campagnes d'évaluation des densités de mirides à grande échelle, dénommées « tests-capsides », assurées au moyen de lessivages sur des bâches plastiques des cacaoyers à l'aide de produits insecticides. Ces graphiques montrent que les populations de mirides subissent une période de latence de février-mars à juin, pendant laquelle les effectifs restent faibles sur le cacaoyer. À partir de juin-juillet, les effectifs connaissent une croissance plus ou moins rapide, pendant la période dite de progradation, qui se termine par un pic entre septembre et novembre. Puis à partir de novembre, les populations chutent rapidement pour atteindre leur niveau de latence en février-mars. Dans certains cas, un deuxième pic d'amplitude variable, visible en janvier-février, précède cette période de récession. Au sommet du pic principal, les populations atteignent des densités plusieurs dizaines de fois supérieures aux densités de la période de latence, jusqu'à 150 fois d'après Lavabre (1960). Williams (1954) estime que les densités « maximales normales » atteintes au pic avoisinent 1000 mirides par acre, soit environ 2500 mirides à l'hectare. Gibbs *et al.* (1968) évaluent par lessivage les densités maximales à environ 7000 mirides par hectare.

D'importants moyens ont été investis dans l'étude de la dynamique des populations de mirides en Afrique de l'ouest. La connaissance de ces variations saisonnières est en effet un préalable incontournable à la mise sur pied de campagne de lutte contre les mirides à grande échelle (voir chapitre sur la lutte chimique). Pourtant, force est de constater qu'aujourd'hui, en l'absence d'étude approfondie prenant en compte à la fois l'écologie de ces ravageurs et la physiologie du cacaoyer, les variations saisonnières des mirides du cacaoyer ne sont pas expliquées de manière satisfaisante. Les auteurs sont généralement d'accord entre eux sur le fait que le climat n'a pas d'impact direct sur les niveaux de populations de mirides. La période de pullulation chevauche en effet plusieurs saisons climatiques bien différenciées en Afrique de l'ouest (Lavabre, 1960 ; Bruneau de Miré, 1970 ; Lavabre, 1977e). Dans les plantations ouvertes, les vents du nord (Harmattan) pourraient cependant induire, dans les zones où ils sont marqués, une mortalité importante des mirides, qui sont très sensibles à la dessiccation, et participer ainsi à la chute des populations en saison sèche (janvier-février) (Gibbs *et al.*, 1968 ; Nwana et Youdeowei, 1976).

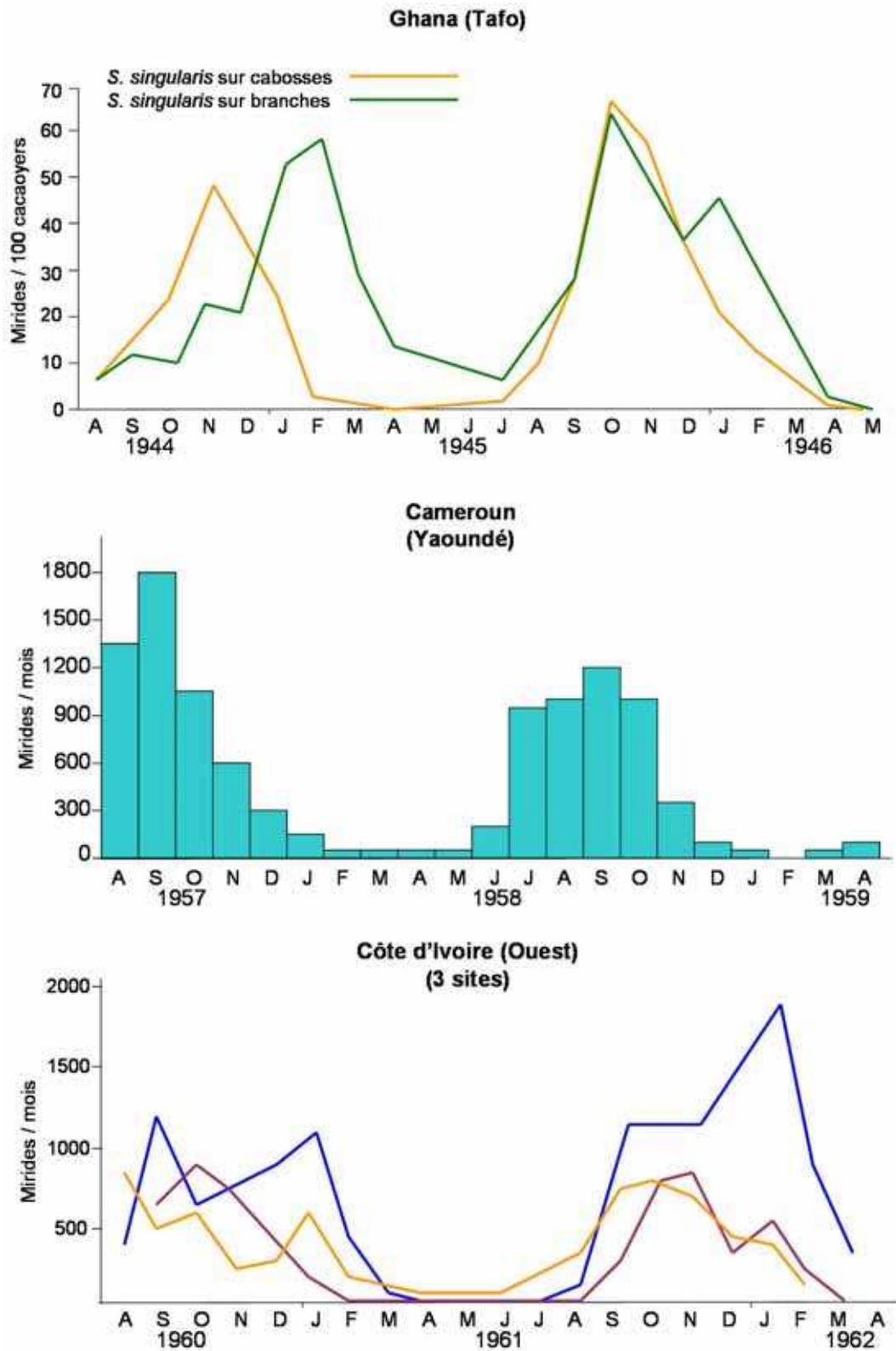


Figure 1.9 : Variations saisonnières des populations de *Sahlbergella singularis*, au Ghana (d'après Williams, 1954), au Cameroun (d'après Lavabre, 1960) et en Côte d'Ivoire (d'après Lavabre *et al.*, 1962).

Les densités de mirides semblent principalement influencées par des facteurs trophiques. Les variations sont en effet corrélées avec la présence de cabosses de taille moyenne ou de cabosses adultes encore immatures sur les arbres (Lavabre, 1960). Toutefois, il apparaît que la présence des cabosses n'est pas indispensable au développement des populations de *S. singularis* : dans des plantations sans cabosses, les variations d'effectifs de mirides sont similaires à celles des plantations avec des cabosses et après la récolte, les populations peuvent se maintenir à des densités élevées sur les cacaoyers, voire connaître un deuxième pic de pullulation (Williams, 1954 ; Lavabre *et al.*, 1963a ; Bruneau de Miré, 1970).

Certains auteurs en déduisent que le facteur déclenchant la pullulation n'est pas la présence des cabosses elles-mêmes, mais l'état physiologique des cacaoyers en période de fructification et de croissance végétative, période pendant laquelle la sève serait plus riche et favorable au développement des mirides (Lavabre *et al.*, 1963a ; Bruneau de Miré, 1977). Etant donné que les cycles de croissance et de fructification du cacaoyer dépendent fortement des facteurs climatiques, ces derniers pourraient avoir un impact indirect sur les variations saisonnières des mirides. Gibbs et Pickett (1966) ont démontré l'effet négatif d'un stress hydrique du cacaoyer sur les capacités de développement des larves de *D. theobroma* et proposent que le stress subi par le cacaoyer en saison sèche pourrait expliquer en partie la chute des populations de mirides.

Bruneau de Miré (1977) suggère quant à lui que les dégâts sévères infligés à la frondaison après la récolte, en détruisant de manière irréversible la ressource alimentaire, pourraient induire une mortalité larvaire importante se traduisant par le déclin des populations. Piart étudie en 1978 les variations de la fécondité d'une population d'élevage de *D. theobroma*. Il démontre que les femelles élevées au laboratoire sur du matériel végétal frais sont moins fécondes pendant la période de récession des populations naturelles en Côte d'Ivoire. En outre, la fécondité maximale des femelles de son élevage est atteinte au moment du pic des populations naturelles. L'auteur suggère ainsi que la baisse de la fécondité des femelles pourrait être un élément moteur du déclin des populations naturelles en saison sèche.

4.10. Ennemis naturels

4.10.1. Parasitoïdes et parasites

Le tableau 1.5 présente une liste des ennemis naturels de *S. singularis* inventoriés principalement par Entwistle (1972) et Collingwood (1977b). L'état actuel des

connaissances dans ce domaine est peu différent de ce qu'il était à l'époque de ces inventaires. Ainsi, seule une espèce de parasitoïde larvaire de *S. singularis* a été observée. Il s'agit de *Leiophron (Euphorus) sahlbergellae* Wlk., un hyménoptère Braconidae de la sous-famille des Euphorinae. Les larves de ce parasitoïde solitaire se développent aux dépens des tissus abdominaux des larves des stades 2 à 5 de *S. singularis* provoquant la mort de leur hôte à l'issue de leur développement (Entwistle, 1972). Le taux de parasitisme dû à cette espèce a été évalué à 15 à 40 % au Ghana et à 6 à 20 % au Nigeria (Collingwood, 1977b). Il semble plus faible encore au Cameroun (Lavabre, 1977f). Un hyperparasitoïde, ou parasitoïde secondaire, *Mesochorus melanothorax* Wlk. (Hymenoptera : Ichneumonidae) s'attaque aux larves de *L. sahlbergellae* alors qu'elles se nourrissent dans l'abdomen de *S. singularis* (Entwistle, 1972).

Deux à 3 espèces d'hyménoptères parasitoïdes oophages ont été observées chez *S. singularis* et les espèces voisines de mirides, mais elles n'ont pas été identifiées avec certitude. Elles appartiendraient aux genres *Telenomus* (Scelionidae), *Pediobus* (Eulophidae) et à la famille des Signiphoridae. Les taux de parasitisme dus à ces espèces n'excèderaient pas 10 % (Entwistle, 1972). Des nématodes endoparasites de la famille des Mermithidae ont été observés après dissection de larves de *S. singularis* (Collingwood, 1977b). Toutefois, ils n'ont pas été identifiés avec précision et le taux de parasitisme qu'ils engendrent est très faible. Le même constat est rapporté pour certaines espèces d'acariens du genre *Leptus* (Erythraeidae), signalées comme ectoparasites de *S. singularis* (Collingwood, 1977b).

4.10.2. Entomopathogènes

Plusieurs espèces de champignons entomopathogènes ont été identifiées par le passé sur des populations naturelles de *S. singularis*, les plus communément citées étant *Hirsutella* sp. et *Beauveria* sp. (Collingwood, 1977b). Plus récemment, de nouvelles souches de *Beauveria bassiana* ont été isolées à partir de *S. singularis* au Ghana (Padi *et al.*, 2001) et au Cameroun (Mahot *et al.*, 2006) (voir figure 1.10).

4.10.3. Prédateurs

La liste des prédateurs présentée dans le tableau 1.5 n'est évidemment pas exhaustive. De nombreuses espèces d'araignées, de la famille des Salticidae notamment, et de fourmis ont été inventoriées comme des prédateurs de *D. theobroma* (Entwistle, 1972).

Tableau 1.5 : Ennemis naturels de *Sahlbergella singularis*.

Types d'ennemis naturels	Ordres (insectes) ou taxons supérieurs	Familles	Espèces	Stades attaqués	Localités	Références
Parasitoïdes	Hymenoptera	Braconidae	<i>Leiophron (Euphorus) sahlbergellae</i> Wlk.	Larves	Ghana, Bioko, Côte d'Ivoire, Rép. du Congo	Wilkinson, 1926 Entwistle, 1972 Collingwood, 1977
		Scelionidae	<i>Telenomus sp.</i>	Œufs	Ghana	Entwistle, 1972
		Eulophidae	<i>Pediobus sp.</i>	Œufs	Ghana	Entwistle, 1972
		Signiphoridae	Espèce indéterminée	Œufs	Ghana	Entwistle, 1972
Hyperparasitoïdes	Hymenoptera	Ichneumonidae	<i>Mesochorus melanothorax</i> Wlk.	Larves	De la Côte d'Ivoire au Nigeria	Wilkinson, 1926
Endoparasites	Nematoda	Mermithidae	<i>Mermis sp.</i>	Larves et adultes	Afrique de l'ouest	Entwistle, 1972
Ectoparasites	Acari	Erythraeidae	<i>Leptus sp.</i>	Larves et adultes	Ghana, Nigeria	Entwistle, 1972
Entomopathogènes	Fungi	Ophiocordycipitaceae	<i>Hirsutella sp.</i>	Larves et adultes	Ghana, Nigeria	Collingwood, 1977
		Cordycipitaceae	<i>Beauveria bassiana</i>	Larves et adultes	Ghana, Cameroun	Piart, 1970 ; Padi <i>et al.</i> , 2001 Mahot <i>et al.</i> , 2006
Prédateurs	Orthoptera	Gryllidae	<i>Homeogryllus tessellatus</i> Serv.	Larves et adultes	Rép. Congo	Entwistle, 1972
	Mantodea	Mantidae	<i>Sphodromantis bioculata</i> L.		Rép. Congo	
	Hemiptera	Reduviidae	<i>Carcinoma astrologus</i> Sign.		Ghana, Rép. Congo	
			<i>Oncocephalus subspinosus</i> Aniyot & Serv.		Rép. Congo	
			<i>Phonoctonus sp.</i>		Ghana	
			<i>Polytoxus walbergi</i> St.		Rép. Congo	
			<i>Rhinocoris bicolor</i> F.		Ghana	
			<i>R. loratus</i> St.		Ghana	
			<i>R. obtusus</i> (Beauv.)		Ghana	
			<i>R. tristis</i> St.		Ghana	
			<i>Sastrapoda vicina</i> Schout.		Rép. Congo	
			<i>Sphedanolestes picturellus</i> Schout.		Rép. Congo	
			<i>Vestula lineaticeps</i> (Sign.)		Ghana	

Ces espèces sont généralement peu spécifiques et, compte tenu de la similitude morphologique et écologique de *S. singularis* et *D. theobroma*, elles sont probablement prédatrices de *S. singularis*. Parmi les espèces de fourmis prédatrices de mirides nous pouvons citer : *Oecophylla longinoda* (Latr.) et *Tetramorium aculeatus* (Mayr), et certaines espèces des genres *Camponotus*, *Crematogaster*, *Polyrachis*, *Pheidole* et *Platythyrea*.

Peu d'études ont porté sur l'impact réel de ces prédateurs sur les populations de mirides en Afrique de l'ouest. Williams (1954) a étudié l'action des prédateurs généralistes sur les mirides dans une parcelle d'observation. Il a ainsi estimé que les mantes (Mantodea : Mantidae) étaient les prédateurs les plus nombreux sur les cacaoyers observés, suivies des fourmis (Hymenoptera : Formicidae) et des réduves (Hemiptera : Reduviidae). En outre, Williams a estimé que les fourmis détruisaient 21 % des larves de mirides avec lesquels elles sont associées sur un même cacaoyer, alors que les mantes et les réduves détruisent respectivement 16 % et 19 % des larves de mirides qu'elles côtoient. L'auteur en déduit que la prédation par ces insectes est un facteur de mortalité non négligeable chez les mirides.

Plusieurs études ont montré que les densités ou les dégâts de mirides sur les cacaoyers pouvaient être négativement corrélées à la présence de certaines espèces de fourmis prédatrices. Toutefois, l'interprétation de ces résultats est sujet à controverse, car certains chercheurs estiment qu'ils sont plus liés à une différence d'habitat entre les espèces qu'à une réelle relation proie/prédateur (Entwistle, 1972). Nous reviendrons de manière plus détaillée à ce sujet dans le paragraphe sur la lutte biologique.

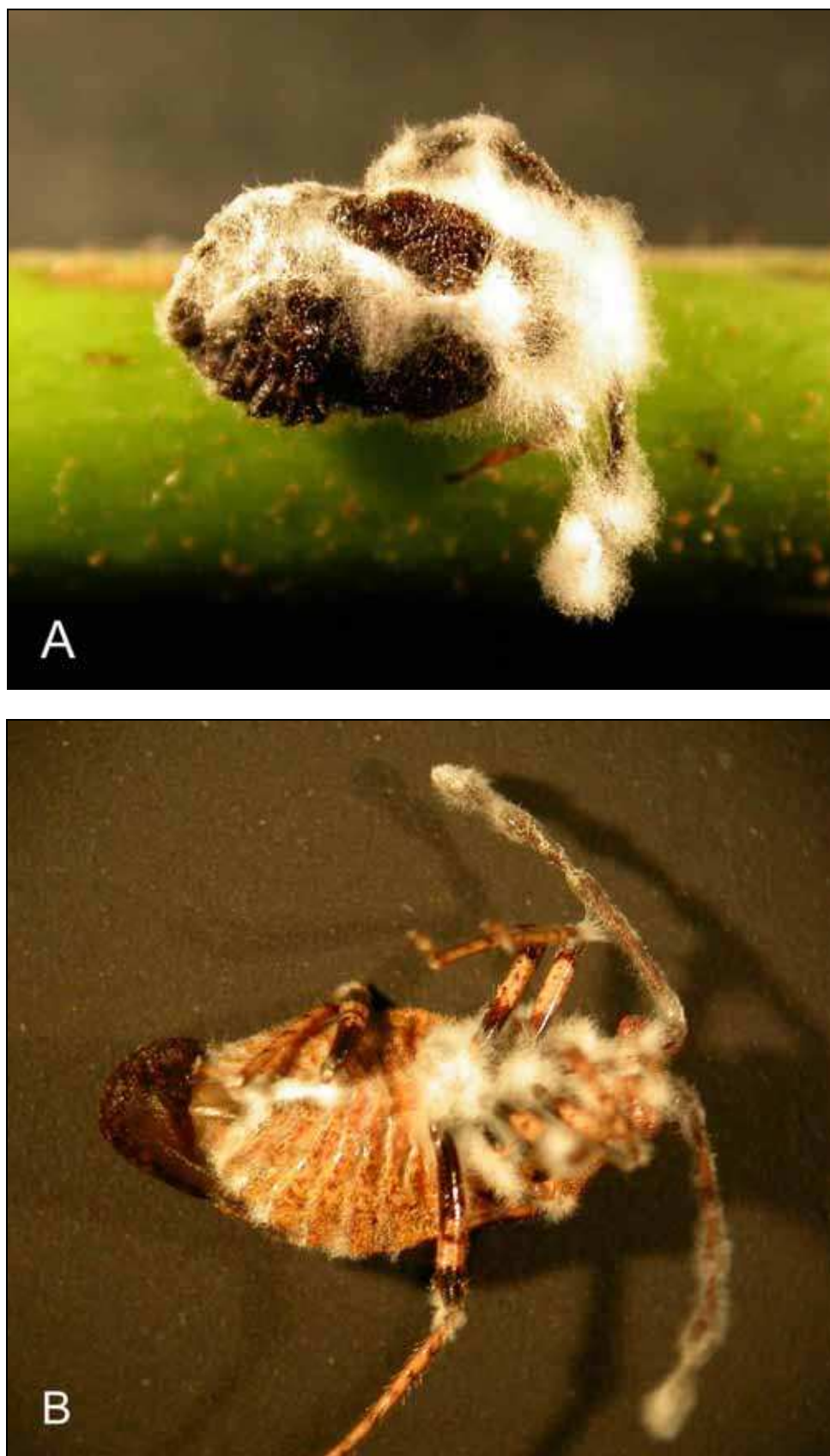


Figure 1.10 : Larve (A) et adulte (B) de *Sahlbergella singularis* infectés par le champignon entomopathogène *Beauveria bassiana*.

4.11. Moyens de lutte

4.11.1. La lutte chimique

L'usage d'insecticides a toujours été et reste encore aujourd'hui la méthode la plus employée pour lutter contre les mirides du cacaoyer. En effet, ces ravageurs se sont montrés globalement très sensibles aux différentes matières actives utilisées. Pour certains auteurs, les campagnes de lutte chimique contre les mirides, organisées à grande échelle par des structures étatiques, auraient contribué pour une bonne part aux gains de rendement exceptionnels obtenus en Afrique de l'ouest dans les années 60 (Lavabre, 1977d).

4.11.1.1. Matières actives

Dudgeon (1910) semble le premier auteur à proposer un mélange insecticide pour lutter contre les mirides. Il s'agit d'une émulsion de savon et de pétrole à appliquer sur le tronc et les branches du cacaoyer. Dans les années 1940, Cotterel montre l'efficacité du sulfate de nicotine et recommande son utilisation contre les mirides (in Entwistle, 1972). Toutefois, ce produit est abandonné assez rapidement parce qu'il est cher et s'avère particulièrement toxique. L'arrivée sur le marché des premiers insecticides modernes, DDT et lindane, permet une nette amélioration de la lutte chimique contre les mirides. Le lindane est jugé plus efficace que le DDT et cette matière active (m.a.) est par conséquent recommandée à la fin des années 50 au Ghana et au Nigeria (Youdeowei, 1971b ; Entwistle, 1972), puis sur l'ensemble des pays d'Afrique de l'ouest. La dose préconisée est alors de 300 g m.a./ha, appliquée en pulvérisation classique (500 l/ha), en atomisation (50 à 80 l/ha), ou en thermonébulisation (4 à 5 litres d'huile/ha) (Lavabre, 1960 ; Lavabre *et al.*, 1962 ; Lavabre, 1963b). D'autres matières actives de la famille des organochlorés, dont l'aldrine et la dieldrine, sont testées mais ces molécules ne rencontrent pas le même succès que le lindane, à cause notamment d'une forte toxicité (Nguyen Ban, 1977).

Dès le début des années 60, des problèmes de résistance au lindane sont rapportés au Ghana pour l'espèce *D. theobroma* et au Nigeria pour l'espèce *S. singularis* (Youdeowei, 1971b ; Entwistle, 1972). La recherche de nouvelles molécules n'appartenant pas à la famille des organochlorés devient alors une nécessité (Lavabre, 1963b). De nouvelles familles d'insecticides sont explorées et les carbamates, notamment le Baygon et le Sevin (Carbaryl), montrent des propriétés insecticides proches voire supérieures au lindane en Côte d'Ivoire (Lavabre *et al.*, 1965). Un autre carbamate, le propoxur et certaines

molécules appartenant à la famille des organophosphorés sont proposés au Nigeria comme des insecticides alternatifs au lindane (Youdeowei, 1971b ; Eguagie, 1973). Cet effort de recherche considérable aboutit, au début des années 70, à la sélection d'une gamme importante de molécules de différentes familles, jugée suffisante pour répondre au problème de la résistance aux organochlorés (Lavabre, 1971). Toutefois les essais de nouvelles molécules se poursuivent dans les années 70 et 80, dans le but d'identifier des produits plus spécifiques et moins toxiques, et de contourner d'éventuelles résistances aux nouvelles matières actives (Decazy, 1979 ; Nwana *et al.*, 1979 ; Omole et Ojo, 1982 ; Bruneau de Miré, 1985 ; Bruneau de Miré, 1987 ; Idowu, 1988). Les pyréthriinoïdes de synthèse se montrent généralement moins efficaces que les carbamates et les organophosphorés et ils ne sont généralement pas retenus pour la lutte « anti-mirides » (Owusu-Manu, 1984). Depuis quelques années, des matières actives de la famille des néonicotinoïdes, notamment le thiametoxam et l'imidaclopride, sont arrivées sur le marché des pesticides destinés à la cacaoculture. Ces matières actives présentent l'avantage d'être moins toxiques et fortement systémiques, ce qui permet de les appliquer au pulvérisateur à pression manuelle (commentaire personnel). Très récemment, l'Union Européenne, principal acheteur du cacao d'Afrique de l'ouest, a mis en place une nouvelle réglementation sur les pesticides utilisés en cacaoculture et a fixé les limites maximales de résidus (LMR) dans les fèves de cacao (Anon, 2008b). Cette mesure, qui est en vigueur au Cameroun depuis septembre 2008, interdit certaines matières actives comme l'endosulfan et le diazinon, qui étaient encore recommandées et largement utilisées par les planteurs dans un passé récent.

4.11.1.2. Organisation des traitements

A partir de la fin des années 50, des programmes importants de lutte « anti-mirides » sont organisés par des structures étatiques dans les différents pays d'Afrique de l'ouest confrontés à ce fléau (Nguyen Ban, 1977). Au Cameroun, par exemple, les traitements sont pris en charge par la « Lutte Phytosanitaire Anticapsides » ou LPAC. Au milieu des années 1970, la Société de Développement du Cacao (SODECAO) intervient également sur le principal bassin de production de cacao au Cameroun (Decazy et Essono, 1979). On estime qu'à la fin des années 80, 200 000 hectares sont traités par la SODECAO (Varlet et Berry, 1997).

La lutte phytosanitaire se déroule suivant des calendriers de traitement basés sur une connaissance approfondie des variations saisonnières des populations de mirides (voir § 4.9). Ainsi, le calendrier le plus largement recommandé préconise une application pendant la période de progradation des populations (juin-juillet) et une autre application après la récolte (novembre-décembre) pour limiter les attaques sur la frondaison des cacaoyers, qui sont les plus préjudiciables à la culture. Il est préconisé que chacune de ces applications comprenne deux traitements séparés d'un mois environ, le deuxième traitement étant destiné à éliminer les larves émergeant des œufs ayant survécu au premier traitement (Entwistle, 1972). Toutefois, à la suite des « tests-capsides » effectués dans la région de Yaoundé au Cameroun, Lavabre (1960) recommande une application en juin, suivie en cas de forte pullulation d'une application en août. Dans les parcelles ombragées, qui sont de loin les plus nombreuses dans la région étudiée, l'application en novembre-décembre n'apparaît plus nécessaire car les populations de mirides connaissent naturellement une forte récession à cette période. En revanche, Lavabre *et al.* (1963a) montrent l'intérêt d'une application en décembre dans certaines régions de la Côte d'Ivoire. Au Ghana, Gibbs et ses collaborateurs (1968) mettent en avant le fait que les mirides sont avant tout préjudiciables à la production lorsqu'ils s'attaquent à la frondaison des cacaoyers. D'autre part, ils estiment que, vu la vitesse de développement des populations de mirides, les traitements effectués en période de progradation ont peu d'effet sur ces attaques. Ainsi, ces auteurs estiment que ces traitements sont superflus et recommandent une seule application par an, en novembre-décembre.

L'appareil de traitement adopté par la plupart des pays est l'atomiseur. Au Ghana, en Côte d'Ivoire et au Togo, les traitements sont effectués par des équipes de 5 personnes. De telles équipes peuvent traiter 10 ha de cacaoyère par jour. Au Cameroun, en revanche, la technique d'application employée par la LPAC est la thermonébulisation. Les appareils, de type « swing-fog », émettent un épais brouillard insecticide. Ce type de traitement est particulièrement efficace dans le cas de plantations ombragées et fermées dans lesquelles le nuage stagne et imprègne littéralement la cacaoyère. Un opérateur muni d'un « swing-fog » peut traiter 5 ha de cacaoyère par jour. La matière active est mélangée à du gasoil à raison de 4 litres/ha (Nguyen Ban, 1977).

Ce sont donc de grandes surfaces qui sont traitées en peu de temps par des équipes spécialisées. Ce fait explique en grande partie le succès de telles campagnes. Lavabre

(1960) montre en effet que la réinfestation par les mirides est d'autant plus lente que les surfaces traitées en une application sont importantes.

Au Cameroun, l'étude des résultats des « tests-capsides » a permis à Nonveiller de fixer en 1975 le seuil de déclenchement de la lutte « anti-mirides » à 0,7 miride/cacaoyer mis à l'épreuve ou 3 mirides/cacaoyer occupé (in Decazy et Essono, 1979). Dans le souci d'économiser les produits insecticides, la SODECOA met alors en pratique des campagnes de traitements sur seuil orientées par des tests préalables (Decazy et Essono, 1979).

A la fin des années 80, un nouveau mode d'application des insecticides dans les cacaoyères est testé. Il s'agit du Fumivap, un pot générateur de fumée insecticide fonctionnant par combustion d'une poudre pyrotechnique à laquelle est intégrée la matière active (lindane ou propoxur). Après plusieurs essais ayant donné lieu à une nette amélioration du générateur, ce mode d'application s'avère aussi efficace voire plus efficace que l'atomisation dans des conditions optimales d'utilisation (notamment vent de force nulle) (Coulibaly *et al.*, 1996).

4.11.1.3. Les limites de la lutte chimique

La lutte chimique contre les mirides a montré ses limites à plusieurs reprises :

- Les insecticides sont des produits toxiques qui, lorsqu'ils sont mal utilisés, peuvent entraîner de graves problèmes de santé pour les producteurs, mais également pour les consommateurs via les résidus présents dans les fèves de cacao.
- L'utilisation de matières actives à large spectre d'action a entraîné dans certains cas la rupture des équilibres biologiques dans les plantations. Ainsi, certains ravageurs considérés initialement comme secondaires ont proliféré du fait de la destruction de leurs ennemis naturels par la lutte anti-miride (Nguyen Ban, 1977).
- La pollinisation du cacaoyer étant entomophile, l'application d'insecticides en période de floraison peut entraîner une baisse du taux de pollinisation, comme cela a été démontré au Cameroun, avec une application de lindane par atomisation (Lucas et Decazy, 1979).
- L'utilisation massive d'une molécule entraîne l'apparition de populations de mirides résistantes, ce qui occasionne dans bien des cas un renforcement des traitements insecticides, préjudiciable à l'environnement et à la santé des hommes (Entwistle, 1972).

La crise économique subie par le Cameroun au début des années 1990 a poussé l'Etat camerounais à se désengager de la filière cacao, par le biais de la libéralisation. En quelques années, l'assistance matérielle et technique apportée aux planteurs par la SODECAO et l'Office National de Commercialisation des Produits de Base (ONCPB) a été interrompue. Depuis cette période, la lutte « anti-miride » est intégralement à la charge des planteurs qui n'ont généralement ni les connaissances techniques ni les moyens financiers pour la mener à bien (Sonwa *et al.*, 2002 ; Sonwa *et al.*, 2005 ; Sonwa *et al.*, 2008).

Par conséquent, la lutte chimique telle qu'elle était organisée avant la crise montre clairement ses limites dans le contexte actuel de la filière cacao au Cameroun. La lutte intégrée apparaît comme une voie prometteuse pour de nombreuses raisons. Elle est définie comme un système qui, compte tenu du milieu particulier et de la dynamique des populations des espèces considérées, utilise toutes les techniques et les méthodes appropriées de façon aussi compatible que possible et de façon respectueuse de l'environnement, en vue de maintenir les populations de ravageurs à des niveaux où ils ne causent pas de dommages économiques (Mariau, 1996).

L'établissement d'un programme de lutte intégrée a pour objectif d'apporter une réponse globale et durable au producteur, tout en étant adaptée aux contraintes agronomiques et socio-économiques qu'il rencontre et à l'agro-écosystème dans lequel il a installé sa plantation. La lutte intégrée est en effet basée sur la mise en œuvre raisonnée d'un large éventail de stratégies de lutte (techniques culturales, application raisonnée de produits chimiques, utilisation d'agents biologiques ou de plants sélectionnés) dont les coûts sont variables pour les producteurs et limités pour l'environnement.

4.11.2. La lutte agronomique

La lutte agronomique regroupe l'ensemble des méthodes culturales permettant de créer des conditions défavorables au développement des populations d'insectes. Pour les mirides, il est question (i) d'éliminer des cacaoyers les pousses orthotropes (gourmands) sur lesquelles les mirides pondent et s'alimentent, surtout en période d'absence de cabosses ; (ii) de supprimer des plantations les plantes hôtes alternatives des mirides et notamment le colatier (Malvaceae) régulièrement associé aux cacaoyères ; (iii) de tailler les cacaoyers de manière à éliminer les branches endommagées, tout en veillant à ce que les frondaisons

restent jointives ; (iv) d'entretenir un ombrage homogène au-dessus de la cacaoyère, par la plantation d'arbres à croissance rapide (Idowu *et al.*, 2001 ; Mpé, 2001 ; Padi *et al.*, 2001).

Concernant l'ombrage, Lavabre écrivait en 1960 : "Les planteurs ont trop souvent abusivement éclairci le couvert et une sage politique doit s'efforcer d'obtenir la replantation d'essences d'ombrage, faute de quoi la lutte anti-mirides est beaucoup plus aléatoire. S'il a été démontré que la suppression totale de l'ombrage amène une sensible augmentation de récolte, cette opération ne peut être réalisée avec fruit que là seulement où toutes autres pratiques culturales peuvent être conduites d'une manière optimale. »

La gestion de l'ombrage des cacaoyères est un exercice complexe car un ombrage excessif peut favoriser le développement de maladies fongiques telle que la pourriture brune des cabosses, due au *Phytophthora*, maladie qui cause des pertes considérables de production au Cameroun (Nyassé *et al.*, 1999; Ndoumbè-Nkeng et Sache, 2003). Il convient par conséquent de trouver l'équilibre entre un ombrage relativement homogène et une bonne aération de la plantation qui peut réduire l'impact de cette maladie (Lass, 1985).

4.11.3. La lutte variétale

La lutte variétale contre les mirides consiste à remplacer les variétés de cacaoyers traditionnellement cultivées par les planteurs par des variétés plus résistantes et/ou plus tolérantes aux attaques. Ce moyen de lutte apparaît aujourd'hui comme un axe majeur de la lutte intégrée contre de nombreux bioagresseurs et pour la plupart des cultures (Mariau, 1996). Si la mise au point de ce matériel est une opération longue et coûteuse pour la recherche agronomique, surtout dans le cas des cultures pérennes, cette méthode permet d'augmenter durablement le rendement des plantations tout en limitant les besoins en intrants. La sélection de variétés résistantes s'effectue selon plusieurs méthodes : (i) notation des dégâts de mirides par des observateurs dans des parcelles de clones ou d'hybrides (Brun *et al.*, 1997 ; Sounigo *et al.*, 2003) ; (ii) screening variétal au moyen de tests de laboratoire ou en parcelle expérimentale. Cette deuxième méthode de sélection, actuellement expérimentée dans plusieurs pays d'Afrique de l'ouest, est basée sur l'évaluation de l'attractivité et de l'appétence de divers génotypes de cacaoyer, ainsi que sur la capacité des génotypes à tolérer les attaques (Nguyen-Ban, 1998 ; Babin *et al.*, 2004 ; Dibog *et al.*, 2008).

Les mécanismes impliqués dans la résistance/tolérance du cacaoyer aux mirides n'ont pas encore été décrits. Toutefois, une étude a montré que la présence de composés phénoliques,

de la famille des flavonols, apportant une teinte jaune aux jeunes feuilles de cacaoyer, a été décelée de manière systématique chez les clones particulièrement sensibles aux mirides (Cros *et al.*, 1996). L'implication de ces composés dans l'attractivité des génotypes vis-à-vis des mirides reste à démontrer.

4.11.4. La lutte biologique

L'une des définitions les plus simples de la lutte biologique est donnée par l'Office International de la Lutte Biologique, section régionale ouest-paléartique (OILB-SROP), en 1973. Il s'agit de l'« utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés par des ravageurs ». Toutefois, le terme de lutte biologique est souvent employé en opposition à la lutte chimique, pour toute méthode de lutte ne faisant pas usage de produits chimiques. Nous considérerons ici la définition « traditionnelle » de l'OILB. Dans le cas des insectes, les organismes vivants utilisés sont des insectes parasitoïdes, des prédateurs, des nématodes ou des acariens parasites, des champignons entomopathogènes, des bactéries ou des virus.

Les ennemis naturels des mirides du cacaoyer ont été présentés dans le détail au § 4.10. Les parasitoïdes de *S. singularis* sont peu nombreux et les taux de parasitisme enregistrés dans la nature sont insuffisants pour envisager de les utiliser en lutte biologique (Lavabre, 1977f). Les prédateurs, malgré leur diversité, ne semblent pas suffisamment spécifiques pour présenter un intérêt en lutte biologique. Toutefois, une attention particulière a été portée sur le rôle que pourraient jouer les fourmis dans la lutte contre les mirides.

En effet, les fourmis sont extrêmement nombreuses et diversifiées dans les cacaoyères. Elles représenteraient au moins 80 % de la biomasse animale dans les écosystèmes tropicaux (Davidson *et al.*, 2003 ; Philpott et Armbrrecht, 2006). Leur impact sur les maladies et ravageurs du cacaoyer a été étudié de manière assez approfondie et le potentiel des espèces dominantes comme agents de lutte biologique a été évalué en Asie et en Amérique latine (Khoo et Chung, 1989 ; Way et Khoo, 1989 ; Graham, 1991 ; Way et Khoo, 1991 ; Way et Khoo, 1992 ; Majer et Delabie, 1993). L'introduction d'espèces exotiques a été envisagée dans certains pays à des fins de lutte biologique (Majer, 1994). En Afrique de l'ouest, la mosaïque de fourmis des cacaoyères a été décrite à plusieurs reprises (Williams, 1954 ; Majer, 1972 ; Leston, 1973b ; Bigger, 1981). Ainsi, *Oecophylla longinoda* (Latr.) et *Macromischoides aculeatus* (Mayr) (*Tetramorium aculeatum*), et certaines espèces des genres *Camponotus*, *Crematogaster* et *Polyrachis* sont considérées à

la fois comme des espèces dominantes dans les plantations du Ghana et comme des prédateurs de *D. theobroma*. Williams (1954) a démontré que les arbres hébergeant des colonies de *M. aculeatus* et de *O. longinoda* présentaient moins de dégâts de mirides. Toutefois, l'auteur suggère que les arbres qui échappent aux attaques de mirides sont ceux qui conviennent le mieux à l'installation de ces espèces arboricoles. Collingwood (1977b) remarque que si *O. longinoda* peut effectivement être considéré comme l'un des principaux prédateurs de *D. theobroma*, l'impact de cette espèce sur les attaques de mirides reste limité. Au Cameroun, Bruneau de Miré (1969) a étudié une technique d'assainissement des plantations contre les insectes ravageurs développée par certains producteurs de cacao de la région de Kribi et utilisant une fourmi venimeuse *Wasmannia auropunctata* Roger, encore appelée « petite fourmi de feu ». Cette espèce prolifère dans les cacaoyères et elle est agressive envers les insectes phytophages, en particulier les mirides. Certains planteurs ont su en profiter en l'introduisant avec succès dans leur cacaoyère. Les fourmis étaient préalablement capturées à l'aide de pièges contenant un appât sucré. *Wasmannia auropunctata* est une espèce originaire du Nouveau Monde, introduite accidentellement au Gabon dans les années 1920 et qui est considérée aujourd'hui comme une espèce envahissante mettant en péril la biodiversité de certaines forêts d'Afrique centrale (Wetterer *et al.*, 1999). Elle est donc à exclure de tout programme de lutte biologique contre les mirides.

L'utilisation de champignons entomopathogènes est en cours d'expérimentation au Ghana et au Cameroun (Padi *et al.*, 2001 ; Mahot *et al.*, 2006). Cependant, aucun résultat témoignant de l'efficacité des mycoinsecticides contre les mirides n'a été publié pour le moment.

4.11.5. Autres moyens de lutte

4.11.5.1. Les pièges attractifs

King (1973a) a démontré que la femelle mature de *D. theobroma* émet une phéromone sexuelle pour attirer le mâle. Depuis, cette phéromone a été identifiée et synthétisée par le Natural Resources Institute (Royaume-Uni), dans le cadre d'un projet conduit au Ghana. Elle serait attractive pour les mâles des deux espèces, *D. theobroma* et *S. singularis*. Des pièges collants de différentes configurations, contenant la phéromone, ont été testés au Ghana (Padi *et al.*, 2000) et au Cameroun (Dibog, communication personnelle). Les résultats semblent peu convaincants et il apparaît que le piège, dans sa configuration

actuelle, ne permet pas un piégeage de masse comme espéré. Il pourrait cependant être testé comme outil de monitoring des populations de mirides associé à des traitements chimiques mieux ciblés.

4.11.5.2. Insecticides à base de plantes

Des produits à base de neem (*Azadirachta indica*, Meliaceae), de pourghère (*Jatropha curcas*, Euphorbiaceae) et d'autres plantes locales ont été testés avec les planteurs au Ghana (Padi, 2003). Toutefois, à notre connaissance, les résultats de ces essais n'ont pas été publiés.

Au Cameroun, les planteurs de cacao ont développé des méthodes de lutte basées sur l'utilisation de mixtures à base de plantes cultivées, comme le chanvre (*Cannabis sativa*, Cannabaceae), et le tabac (*Nicotiana tabacum*, Solanaceae), mais également de plantes sauvages prélevées dans l'environnement des cacaoyères comme le bubinga (*Guibourtia tessmannii*, Caesalpiniaceae), le tali (*Erythrophleum ivorense*, Caesalpinoideae), l'écorce de fromager (*Ceiba pentandra*, Malvaceae) et l'eyeck (*Pachyelasma tessmannii*, Caesalpiniaceae) (Coulibaly *et al.*, 2002). Ces mixtures sont généralement utilisées pour assainir les plantations des maladies et ravageurs dans leur ensemble. A notre connaissance, il n'existe pas d'études ayant évalué l'efficacité réelle de telles pratiques, ni leur impact sur la santé des planteurs et l'environnement.

5. Conclusion

Les mirides sont d'importants ravageurs des cultures dans le monde et en particulier du cacaoyer. Les pertes économiques qu'ils causent en Afrique ont motivé dès les années 1950 une politique volontariste des gouvernements en matière de lutte phytosanitaire. Cette politique devait s'appuyer sur une connaissance scientifique des ravageurs et d'importants programmes de recherche ont été développés dans les années 1960 et 1970, au Ghana et au Nigeria principalement. Aujourd'hui, la majeure partie des connaissances sur les mirides dont nous disposons date de cette époque.

Les connaissances sur la biologie de *S. singularis* sont incomplètes et parfois contradictoires, du fait principalement des difficultés rencontrées par les entomologistes à élever cette espèce au laboratoire. La dynamique des populations du ravageur a surtout été étudiée selon une approche descriptive, dans l'optique d'optimiser la lutte chimique principalement. Ainsi, certaines composantes de l'écologie du ravageur ont été peu

abordées et les mécanismes d'interaction du ravageur avec son milieu sont encore mal connus.

Depuis une quinzaine d'années, l'accent est porté sur le développement de nouvelles méthodes de lutte contre les mirides. Force est de constater qu'aujourd'hui ces recherches ne sont pas suffisamment avancées pour proposer une réelle alternative à la lutte chimique. Les informations que nous avons rassemblées dans ce chapitre laissent à penser que ces recherches seraient plus fructueuses si un effort supplémentaire était accordé à la collecte de données de base sur la biologie et l'écologie des mirides du cacaoyer.

C'est dans cette optique que nous avons mené les études présentées dans le cadre de cette thèse, avec pour objectif de répondre aux questions de recherche suivantes :

- Quels sont les mécanismes démographiques impliqués dans la dynamique spatio-temporelle de *S. singularis* ?
- Quels sont les facteurs qui influencent la dynamique spatio-temporelle de *S. singularis* ?
- Comment améliorer en conséquence les recommandations de lutte contre les mirides

Chapitre II

**Etude des paramètres démographiques de
Sahlbergella singularis au moyen d'un élevage**

Chapitre II : Etude des paramètres démographiques de *Sahlbergella singularis* au moyen d'un élevage

1. Présentation de l'étude

L'élevage est un préalable incontournable à l'étude de la biologie d'un insecte. En effet, il permet d'étudier sur une population dont le passé est connu les traits d'histoire de vie de l'espèce, c'est-à-dire l'ensemble de ses caractères morphologiques, comportementaux (alimentation, reproduction) et démographiques (survie, durée de développement, fécondité). L'élevage est également indispensable à l'expérimentation ayant recours à de grandes quantités d'insectes provenant de populations homogènes, comme les tests d'insecticides ou le screening variétal par exemple. Dans le cas de *Sahlbergella singularis*, l'élevage est particulièrement intéressant car les collectes sur le terrain sont souvent aléatoires étant donné que cet insecte connaît des fluctuations d'effectifs importantes au cours de l'année et que les densités sont généralement faibles en plantations. Par conséquent, la mise au point d'une méthode d'élevage de *S. singularis* a constitué l'un des principaux objectifs de nos travaux de recherche au laboratoire d'entomologie de l'IRAD.

Une fois fonctionnel, l'élevage nous a permis de collecter de nombreuses informations sur la biologie de *S. singularis*, dont la connaissance est encore incomplète. Les populations naturelles de ce ravageur connaissent des variations saisonnières marquées relativement bien connues au Cameroun. Pourtant, les mécanismes démographiques impliqués dans ces fluctuations n'ont pas été déterminés. De même, si certains facteurs liés au climat et au cacaoyer sont suspectés de contribuer à ces variations, leur impact sur le développement des populations de mirides n'a pas été démontré de manière indiscutable. Dans le but de contribuer à une meilleure compréhension de ces mécanismes, nous avons mené une étude des paramètres démographiques de l'espèce sur une dizaine de générations successives de la population d'élevage. Les données temporelles de survie et de fécondité que nous avons obtenues nous ont permis de mener un calcul des tables de vie pour l'espèce. Les tables de vie sont des outils d'analyse des processus démographiques des populations d'êtres vivants. Puis nous avons rapproché les variations des paramètres démographiques de la population d'élevage avec celles des populations naturelles. Enfin, nous avons étudié le lien entre ces variations et l'évolution des conditions microclimatiques de la canopée du cacaoyer et de la phénologie de la plante.

Cette étude a donné lieu à la rédaction de deux articles : le premier avait pour objectif de décrire la méthode d'élevage et de présenter les premiers résultats des calculs de tables de vie pour *S. singularis*. Cet article a été publié en 2008 dans *Journal of Applied Entomology*. Le deuxième article est en projet et présente l'évolution des paramètres démographiques de la population d'élevage pendant 10 générations successives, ainsi que les liens que nous avons établis entre les variations de ces paramètres démographiques, les variations des populations naturelles et l'évolution des conditions de température et d'humidité de la canopée des cacaoyers et de la phénologie des arbres.

2. Méthode d'élevage et tables de vie pour le miride du cacaoyer *Sahlbergella singularis*

Article 1 :

Babin, R., Bisseleua, H., Dibog, L., & Lumaret, J.P. (2008) Rearing method and life-table data for the cocoa mirid bug *Sahlbergella singularis* Haglund (Hemiptera: Miridae). *Journal of Applied Entomology* **132**, 366-374.

Rearing method and life-table data for the cocoa mirid bug *Sahlbergella singularis* Haglund (Hemiptera: Miridae)

R. Babin^{1,2}, D. H. B. Bisseleua^{3,4}, L. Dibog⁴ & J. P. Lumaret²

¹ CIRAD Regional Management, BP 2572, Yaoundé, Cameroon

² Arthropod Team, CEFE, UMR 5175, University of Montpellier, Montpellier, France

³ Department of Crop Science, Entomological Section, Georg-August-University, Goettingen, Germany

⁴ IRAD, BP 2067, Yaoundé, Cameroon

Keywords

Distantiella theobroma, cocoa mirids, fecundity, humidity, intrinsic rate of increase, net reproductive rate

Correspondence

R. Babin, CIRAD Regional Management, BP 2572, Yaoundé, Cameroon. E-mail: regis.babin@cirad.fr

Received: May 19, 2007; accepted: December 18, 2007

doi: 10.1111/j.1439-0418.2008.01273.x

Abstract

The mirid bug *Sahlbergella singularis* feeds on cocoa pods and shoots, causing considerable crop losses. As laboratory experimentation requires numerous insects, this study aimed at improving available rearing method of *S. singularis* for Cameroon. Fifty second to fifth nymphal stages were collected at a cocoa farm and reared to the adult stage on cocoa pods in an insectary ($T = 24.7 \pm 0.9^\circ\text{C}$, $\text{RH} = 84.5 \pm 6.8\%$, photoperiod: 12 : 12 L : D). Newly emerged females were confined for 5–6 days on cocoa twigs for sexual maturation and each female paired with a male for 24 h. The pairs were returned to the field and enclosed in mousseline sleeves on attached cocoa pods, for egg laying. After 16 days (expected egg lifetime), the sleeve cages were checked daily to detect newly hatched nymphs. Then, the pods were collected and brought to the insectary, where nymphs continued to emerge and develop into adults. Our method allowed the production of 14.6 ± 6.7 nymphs per female per generation, for 15 consecutive generations. Nymphal survival was calculated to be 68.2% and the mean duration of the nymphal development was measured at 22.7 ± 3.1 days. The rearing performance was evaluated using life-table calculations. The net reproductive rate (R_0) was 6.59; the intrinsic rate of increase (r) was 0.037 per female per day with a population doubling time (T_d) of 18.9 days. On average each female contributed 9.70 individuals to the population given a mean generation time (T_c) of 52.1 days. The percentage of reproductive females and the mean number of nymphs per female were significantly different between generations, with 86.8% and 18.1% in generation G7 as compared to 45.8% and 8.4% for generation G5, respectively. As rainfall showed concordant variations during the period of investigation, we discuss the impact of this factor on mirid fecundity.

Introduction

The two mirid bugs *Sahlbergella singularis* Haglund and *Distantiella theobroma* Distant are the major pests of cocoa in West Africa. Mirids feed on pods and shoots and cause the drying up of leaves and a quick destruction of the cocoa canopy. Feeding lesions

usually develop into cankers that weaken the tree and enable the development of parasitic fungi in the tree. The combination of mirid and fungal damage results in a quick decline of farms, when control measures are inadequate (Crowdy 1947; Williams 1953a). Yield losses are estimated at about 30–40% (Entwistle 1972; Collingwood 1977; Lavabre 1977).

The development of novel-integrated pest management strategies implies intensive laboratory experimentation, which requires a large number of insects. However, low densities and seasonal fluctuations of on-farm mirid populations make field collections unpractical (Williams 1953b; Lotodé 1969; Youdeowei 1971; Nwana and Youdeowei 1978). In the past, many rearing attempts were not successful (Raw 1959; Prins 1964; Lavabre 1969; Piart 1970; Cross and King 1971; Kumar and Ansari 1974). The fragility of immature stages and the high toxicity of mirid saliva to cocoa tissues could explain these failures (Piart 1977). In 1959, Raw proposed the first rearing method for *S. singularis* and *D. theobroma*. Cocoa seedlings of about 6–9 months old were used for egg laying. Rearing of nymphs was done on collected pods. Raw's method has been slightly improved by Prins (1964) and Houillier (1964) for *D. theobroma* and by Youdeowei (1964) for *S. singularis*. However, their technique remained unproductive and costly with regard to labour and plant material. In 1970, Piart succeeded in rearing *D. theobroma*, for 10 generations, on green twigs of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae). More recently, Padi et al. (1996) showed that *Desplatsia dewevrei* (Tiliaceae) is an alternative host plant for *S. singularis* and could be used for rearing. In a previous experiment, Babin et al. (2003) tested several alternative food sources, including *C. pentandra* twigs, *D. dewevrei* fruits and cocoa plant parts, in an attempt to rear *S. singularis*, the prevalent species in Cameroon. Only young shoots and fresh pods from cocoa were acceptable plant sources. Consequently, it was decided to develop a new rearing method using these plant materials.

The life cycle of *S. singularis* has been described by many authors (Raw 1959; Entwistle 1972; Youdeowei 1973; Collingwood 1977; Lavabre 1977; Nwana and Youdeowei 1977; Babin et al., in press). Eggs are usually completely buried in the host plant tissues and only two respiratory horns and the domed opercule are exposed. The incubation period is about 17 days. There are five nymphal instars, each requiring 3–6 days for completion. Females begin to lay eggs about 1 week after emergence. The adults live for about 3 weeks. However, because of the great difficulty of rearing *S. singularis*, there is a significant variability in recorded data of both fecundity and survival. The intrinsic rate of increase (r) is a basic parameter commonly used to measure the growth of a population given a specified set of physical

conditions and in an unlimited environment (Birch 1948). Several traits of the insect life-history, such as survival rate, sex ratio and fecundity can be estimated using this parameter (Elkinton 1993; Campos et al. 2003).

The objectives of the present work were: (i) to develop a method for rearing cocoa mirids, (ii) to assess the performance of this method through the calculation of life-table parameters and (iii) to investigate the relationship between rearing performance, especially female fecundity, and climatic conditions.

Materials and Methods

Study site

This work was conducted at the Laboratory of Entomology of the Institute for Agricultural Research for Development (IRAD), Nkolbisson research centre, near Yaoundé, southern Cameroon. The climate is equatorial with a bimodal rainfall pattern. Daily temperature is more or less constant throughout the year, with an average of about 26°C. Rainfall occurs mainly during two rainy seasons, from April to June and from September to November.

Plant source

We used attached cocoa pods on trees for the rearing of adults, egg laying and maturation and pods and shoots collected from the same trees and transferred to an insectary for nymph rearing and adult mating. The trees belonged to an on-station genotypes plot, with lines of 15 unshaded 40 years old cocoa clones, free of any insecticide application. The genetic diversity of cocoa plants, with different fruiting times, provided a permanent food source for rearing.

Insect collection

Rearing started in June 2003, with the collection of about 50 second, third, fourth and fifth nymphal stages of *S. singularis* from a cocoa farm near Nkolbisson. First nymphal stages were not collected because of their fragility, which generally causes high mortality during handling. The insects were collected early in the morning in order to protect them from desiccation during transportation to the laboratory. Collection of mirids was done at the pod/trunk interface, underneath the pod peduncle (fig. 1) and in the bark crevices of cocoa trees. Nymphs were

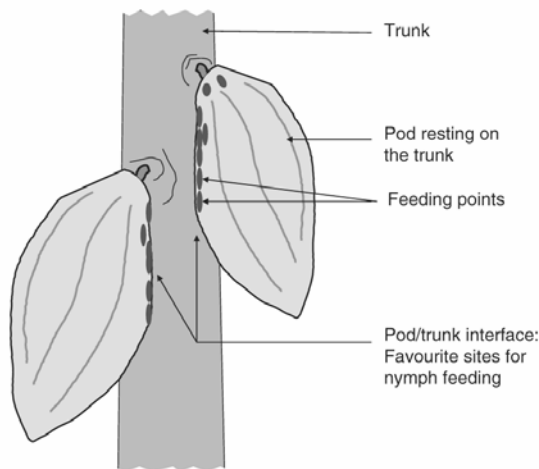


Fig. 1 Details of the cocoa trunk showing nymphs and adults favourite feeding sites. During on-farm collection, these sites are the most first explored.

collected with a fine camel hair brush and transferred to a ventilated plastic box (30 × 15 × 10 cm) containing sections of young orthotropic cocoa shoots (chupons) as food source. Chupons were wedged in the box to prevent any movement that could harm the insects.

Rearing method

Newly collected nymphs were placed in three 7.3-l plastic containers (Ø 25 cm, 15 cm deep) containing each three freshly collected pods and 15–20 nymphs. The plastic containers were stored in an insectary (climatic chamber, $T = 24.7 \pm 0.9^\circ\text{C}$, $\text{RH} = 84.5 \pm 6.8\%$, photoperiod: 12 : 12 L : D) (fig. 2). Ventilation was provided through a circular hole (Ø 15 cm) at the middle of the lid of the container, covered with mousseline. Pods were changed every 7–10 days, depending on the extent of feeding damage. The bottom of each container was lined with absorbent paper to prevent water condensation. Nymph development was monitored daily. Newly moulted females were removed and kept separately until sexual maturity (5–6 days) in ventilated plastics boxes (7 × 10 × 2 cm), containing three sections of young cocoa shoots. Cocoa shoots were changed every 2 days. Subsequently, a 1–2 days old adult male was introduced into each box for mating. Older males (3–10 days old) were used when younger ones were not available. After 24 h, both adults were transferred to attached cocoa pods in mousseline sleeve cages (fig. 3), in the field.

After a minimum of 16 days (expected hatching time), the sleeve cages were checked daily in order

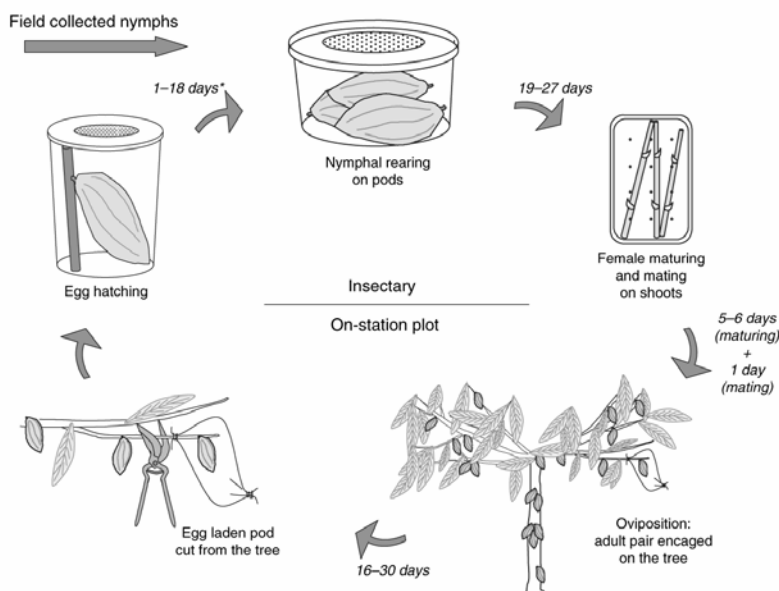


Fig. 2 Rearing procedure of *Sahlbergella singularis* used in the insectary and in the field.

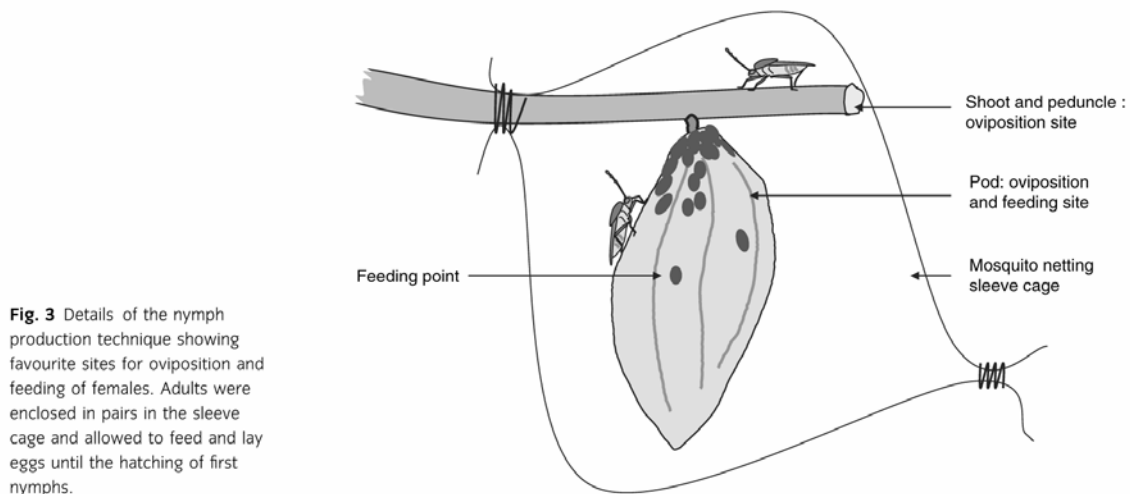


Fig. 3 Details of the nymph production technique showing favourite sites for oviposition and feeding of females. Adults were enclosed in pairs in the sleeve cage and allowed to feed and lay eggs until the hatching of first nymphs.

to detect newly hatched nymphs. When one or more nymphs were detected, the pod was cut from the tree and taken to the insectary. In the insectary, the collected pods were kept vertically in 4.5-l buckets (Ø 17 cm, 20 cm deep), ventilated through a circular hole (Ø 15 cm) at the middle of the lid, covered with mousseline (fig. 2). The bottom of each bucket was lined with absorbent paper to prevent water condensation. The buckets were checked daily and second instar nymphs were removed with a fine camel hair brush to the nymphs rearing cages (7.3-l bowls). Nymphs from the first instar were not handled because of their fragility.

Life-table analyses to assess rearing performance

Life-table parameters:

Life-table analysis was used to assess the performance of our rearing technique. In this study, egg survival was not assessed and it was assumed to be 1. Nymphal survival parameters were obtained from a cohort of 305 nymphs monitored in the insectary. The proportion of nymphs surviving to adult stage was used as the l_x value in the life tables. A sex ratio of 1 : 0.71 was calculated based on surviving adults. As climate might influence female fecundity and rearing performance, fecundity was assessed at different times during the year, with contrasting climatic conditions. Fecundity data were obtained from 14 females of the first reared generation (G1), 24 of the fifth generation (G5) and 52 of the seventh generation (G7). Females from generations G1, G5 and G7 developed between June and July 2003, January–February and April–May 2004, respectively.

Daily minimum and maximum temperatures and rainfall were recorded at the station during the study period. The number of nymphs produced per female (of known age at x days) was divided by 1.71 (sex ratio F : M = 1 : 0.71) in order to obtain the number of females (m_x value). The life-table parameters were calculated using the method of Birch (1948), Elkin-ton (1993) and Sundararaju and Babu (1998). The gross reproductive rate (GRR), defined as the average number of daughter nymphs produced by a living female throughout her entire reproductive period, was computed as: $\sum m_x$. The net reproductive rate (R_0) was estimated from $\sum l_x m_x$, and was the net rate of increase per generation. The generation time (T_c) expressed as the mean time between the birth of parents and the birth of offspring was assessed using: $\sum (x l_x m_x) / R_0$, and the intrinsic rate of increase (r) was estimated using the equation: $\sum (e^{-rx} l_x m_x) = 1.0$. In this equation, the r value was obtained by successive approximations, such that the left-hand side of the equation was sufficiently close to 1.0; we therefore derived from r the population doubling time (T_d) as follows: $\ln(2)/r$.

Fecundity

Our rearing method did not allow to monitor egg laying and development. Therefore, we assessed fecundity by nymph production parameters. The daily number of nymphs were counted and recorded for each female of generations G1, G5 and G7. The proportion of reproductive females and the total number of nymphs per female were assessed per generation as well as the mean pre-hatching time. Here, pre-hatching time was defined as the time

between the day the mated female was transferred to the plot and the day of the emergence of the first nymph.

Statistical analyses

Proportions of reproductive females among generations were compared using a chi-square test of independence. Data for fecundity, pre-hatching time and climate were tested for normality using an univariate analysis and the W-test for normality (Shapiro and Wilk 1965; SAS Institute 1987) and were log-transformed if necessary. A general linear model was used to test the effect of generation on fecundity and pre-hatching time and the effect of time on climate data (SAS Institute 1987). Means were subsequently separated using Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Results

Our rearing method enabled the production of 14.6 ± 6.7 nymphs per female per generation for 15 consecutive generations between June 2003 and May 2005. Nymphal survival in the insectary was estimated at 68.2% and the mean duration of the nymphal development was assessed at 22.7 ± 3.1 days.

Table 1 displays the life-table parameters calculated with cumulated data from generations G1, G5 and G7 (column overall) and for each generation independently. The overall GRR was 9.70. Generation G7 recorded the highest GRR with 12.31, while G5 recorded the lowest with 4.79. The overall net reproductive rate (R_0) was 6.59 and the overall intrinsic rate of increase (r) was 0.037. G7 showed a higher r than G5, 0.042 vs. 0.022, respectively. The overall mean generation time (T_c) and population doubling time (T_d) were 52.1 and 18.9 days,

respectively. G5 recorded the highest T_c and T_d , with 54.1 and 31.5 days, respectively. The r values indicate that the rearing population was a slow-growing population. The results also suggest that G7 had a higher growth ability than G5.

Figure 4 displays the variation of fecundity parameters between generations and the climatic patterns. The proportion of reproductive females and the mean number of nymphs per female peaked for G7 with 86.8% and $21.2 \pm 21.0\%$, respectively. The proportion of reproductive females and the mean number of nymphs per female were significantly lower for G5 (proportion of reproductive females, $P < 0.001$; mean number of nymphs per female, $P < 0.01$), with 45.8% and $7.9 \pm 12.5\%$, respectively. The pre-hatching time was significantly higher in G5 ($P < 0.01$), with 23.7 ± 2.2 days as compared to 19.3 ± 2.5 days for G1 and 20.1 ± 4.1 days for G7.

Mean daily temperature was significantly different between generations ($P < 0.0001$), with $25.6 \pm 1.5^\circ\text{C}$ for G1, $26.4 \pm 1.4^\circ\text{C}$ for G5 and $27.8 \pm 1.7^\circ\text{C}$ for G7. Mean daily rainfall was significantly lower for G5 than for G1 and G7 ($P < 0.0001$), with 0.5 ± 2.0 , 5.16 ± 9.1 and 6.34 ± 11.1 mm, respectively.

These results show that fecundity parameters vary to some extent with rainfall intensity suggesting a relationship between these variables.

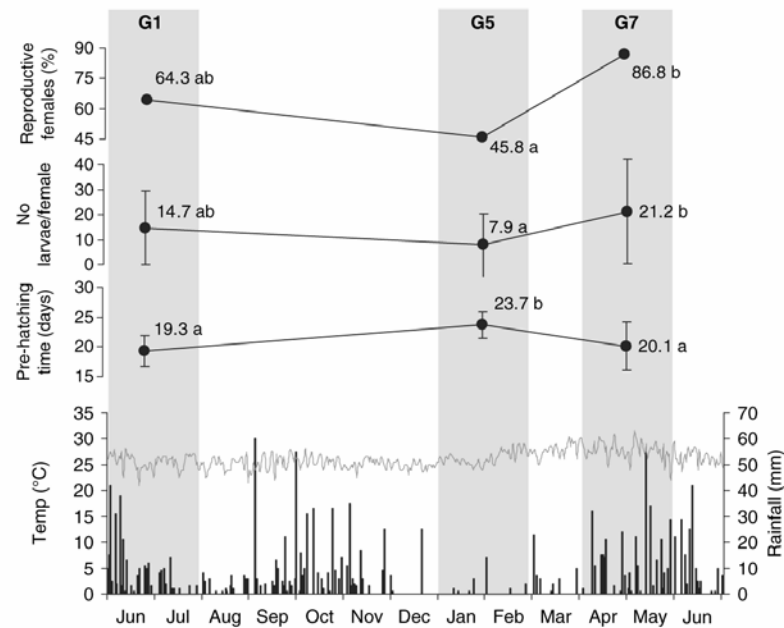
Discussion

The first purpose of this study aimed at developing an improved rearing method for the cocoa mirid *S. singularis*. We have been able to establish a practical rearing method, providing sufficient numbers of insects for the duration of 2 years for large-scale laboratory experimentation. The rearing techniques described in the past did not permit continuous rearing. In most of the techniques for egg laying described in the past, females were enclosed in mousseline sleeve cages on 6–9 months old cocoa seedlings (Raw 1959; Houillier 1964; Prins 1964; Youdeowei 1964). However, cocoa seedlings survival was strongly affected by female feeding and a significant part of the eggs was lost. Moreover, as a large cocoa nursery was required for seedling supply, this technique was labour-consuming, expensive and finally abandoned. In 1965, Bruneau de Miré enclosed 15 mature cocoa trees in a large mosquito net cage. As the population of the first generation exceeded more than 100 mirids per tree, extensive feeding damage quickly jeopardized the survival of

Table 1 Life-table parameters for *Sahlbergella singularis*. Parameters were calculated overall (see overall column) as well as for each generation independently (see G1, G5 and G7 columns)

Parameters	Female generation			
	Overall	G1	G5	G7
Gross reproductive rate (GRR)	9.70	8.36	4.79	12.31
Net reproductive rate (R_0)	6.59	5.69	3.23	8.37
Mean generation time (T_c) (in days)	52.1	53.2	54.1	51.5
Intrinsic rate of increase (r)	0.037	0.033	0.022	0.042
Doubling time (T_d) (in days)	18.9	21.0	31.5	16.5

Fig. 4 Proportion of reproductive females (%), total number of larvae per female and pre-hatching time (in days) for the three monitored generations of females G1, G5 and G7, indicated in grey, as well as average daily temperature and daily rainfall patterns. Values followed by a same letter do not differ at $P = 0.05$. Comparisons in one-line graph only.



trees. This technique was thus not practicable for a long-term rearing, but it stressed the need to control the growth of the rearing population. Piart (1970) succeeded in rearing *D. theobroma* in the laboratory for several generations, using ceiba twigs (*C. pentandra*) as a food supply. The sections of orthotropic ceiba shoots developed when they were dipped in water and thus permitted the maturation of eggs and the feeding of young nymphs. However, we failed to rear *S. singularis* on ceiba shoots. Although nymphs and adults fed on ceiba twigs, females did not lay eggs on these plant parts. Moreover, twig supply quickly became a problem, as ceiba trees did not grow near the laboratory. Consequently, cocoa was the only plant source adopted for our rearing method (Babin et al. 2003).

As summarized by Piart (1977), specific climatic conditions, constant food supply and a minimum handling of nymphs, which are very fragile, are crucial factors for success. Unsuccessful attempts reported in the past suggest that egg maturation conditions are a major rearing constraint as well. Females insert eggs in cocoa living tissues, and egg development requires healthy tissues to be completed (Piart 1977). The lifetime of detached cocoa plant tissue does not allow the maturation of eggs, which takes at least 15 days for *S. singularis* (Lavabre 1977), especially as these plant parts are strongly damaged by female feeding. Attempts to use cocoa

seedlings as egg laying support remained unsuccessful, because of the fragility of seedlings, which were quickly affected by mirid feeding.

In the method proposed here, egg laying and egg maturation phases were taking place on attached cocoa pods on trees, in such a way that adults fed on fresh pods during egg laying, while eggs were inserted through the bark of the branch enclosed with the pod and in the pod peduncle (fig. 3). Subsequent egg maturation thus occurred most of the time in healthy plant tissues and hatching of nymphs was improved. Moreover, once hatched, young nymphs could immediately feed on the pod. The pod and the part of the branch enclosed in the sleeve cage were then transferred to the insectary, with the aim to limit handling of young nymphs while keeping them under favourable climatic conditions for their development. It has been suggested that nymphs' development requires a relative humidity rate $>80\%$ (Piart 1970; Entwistle 1972; Lavabre 1977), which can't be maintained under natural conditions during the dry season.

While on the trees, adults were enclosed on pods in sleeve cages. Mirid damage was then restricted to targeted parts of the trees and the health of trees was not affected by recurrent infestations. However, consequently, the method proposed here requires mature and sturdy cacao trees. Moreover, trees must be free of any insecticide spraying and must have

different fruiting times to provide a permanent food source for the rearing. This prerequisite could be met by using trees from different genotypes. However it is obvious, that this rearing method is probably only appropriate for tropical regions, where cocoa can be grown in natural conditions. As the biology of *D. theobroma* is closely related to that of *S. singularis*, we regard it possible to easily adapt our method to this species. Consequently, African cocoa-producing countries faced with mirid problems should greatly benefit by this method. However, further studies have to be conducted to develop artificial diets, which may enable the rearing of cocoa mirids in laboratories located in temperate countries.

The second purpose of the study was to assess the rearing performance. For this reason, we calculated life-table parameters that are commonly used to measure growth of insect populations. To the best of our knowledge, life-table data are not yet available for cocoa mirids. Piart's method (1970) enabled the production of roughly seven females per each female from the previous generation. Despite the fact that the calculation method was different, we recorded a similar net reproductive rate (R_0) of 6.59. Intrinsic rates of increase have been calculated for some members of the Miridae family. Sundararaju and Babu (1998) estimated the r value to be between 0.0086 and 0.126 for *Helopeltis antonii* Sign., depending on the host plant. Fleischer and Gaylor (1988) recorded a r value of 0.058 for *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) on cotton. The low intrinsic rate of increase recorded for *S. singularis* and other mirid species suggests a slow multiplying species (Elkinton 1993). Our results apply to low mirid densities generally observed on cocoa farms (Entwistle 1972; Lavabre 1977). Bruneau de Miré (1970) suggested that the drop of *S. singularis* populations during the dry season could be due to the considerable damage caused by the insects. A low intrinsic rate of increase may have been selected for in *S. singularis* to avoid high population numbers, which would exhaust the food supply under natural conditions, as suggested by Birch (1948) for insect populations.

We also found significant variations in the life-table parameters for generations monitored. The GRR and the net reproductive rate (R_0) were almost three times higher for G7 than for G5. The population doubling time was almost two times longer for G5 than for G7. Rainfall seems to have an effect on the reproductive potential of the reared populations. Rainfall conditions prevailing for generation G1 and G7 were probably more favourable. In most of tropical regions, rainfall and relative

humidity are the major factors influencing the development of insect populations, far exceeding the influence of temperature (Elkinton 1993). As *S. singularis* females lay their eggs inside the host tissues, humidity probably does not directly influence their survival and development. The fecundity of young females, however, may be affected by the sudden humidity change when being transferred from the insectary to the plot. Moreover, the reproductive ability of females can be directly affected by the quality of food consumed by immature stages (Campos et al. 2003). Consequently, rainfall and humidity strongly interact with food supply and act as modulators of development (Tauber et al. 1998). In our case, the quality of cocoa pods should have been negatively affected by water stress during the dry season, thereby influencing rearing performance. In the field, mirid densities are lower during the dry season as compared with the wet season (Williams 1954; Lavabre et al. 1962; Gibbs et al. 1968; Bruneau de Miré 1970). Mirid densities increase when trees bear fruits, which provide constant food and oviposition sites (Williams 1953a; Lavabre 1977; Piart 1978). However, some studies found that mirid populations develop similarly on unproductive cocoa (Williams 1954), or when pods are gradually removed from the trees (Bruneau de Miré 1977). Consequently, it is likely that behavioural aspects, and especially the dispersion of adults, interact with environmental and food supply factors (Bruneau de Miré 1977).

The demographic parameters of the populations reared in our study suggested that low mirid densities in the field could be related to the low intrinsic rate of increase of this species. However, additional studies are needed to understand the effect of environmental and food supply factors on life-history traits of cocoa mirids. A study specifically dealing with these parameters is currently in progress in our laboratory.

Acknowledgements

We would like to thank the personnel of the IRAD research station at Nkolbisson, for the use of their land and facilities and for their assistance in maintaining the cocoa plot. Special recognition is extended to Michel Ndjalla, Sébastien Zomo, Victor Ondo, Benoît Owona and Junior Zomo, the technical workforce of the Laboratory of Entomology. We are especially grateful to Martijn Ten Hoopen for his assistance on English writing. This research was funded by CIRAD. We acknowledge the comments

of two anonymous reviewers, which improved previous versions of the manuscript.

References

- Babin R, Dibog L, Bisseleua H, 2003. Mise au point d'une méthode d'élevage de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) au laboratoire. Résultats préliminaires des travaux menés au Cameroun. Proceedings of the 14th International Cocoa Research Conference, Accra, Ghana, October 2003, 1333–1440.
- Babin R, Dibog L, Bisseleua H, 2006. Description et évaluation d'une nouvelle méthode d'élevage, et éléments de biologie de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae), principal ravageur du cacaoyer au Cameroun. Proceedings of the 15th International Cocoa Research Conference, San Jose, Costa Rica, October 2006 (in press).
- Birch LC, 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 17, 15–26.
- Bruneau de Miré P, 1965. Les recherches sur l'écologie des mirides du cacaoyer (*Sahlbergella singularis* Hagl. et *Distantiella theobromae* Dist.) en République Fédérale du Cameroun. IFCC report, November 1965, 11 pp.
- Bruneau de Miré P, 1970. Observations sur les fluctuations saisonnières d'une population de *Sahlbergella singularis* au Cameroun. Café Cacao Thé. 14, 202–207.
- Bruneau de Miré P, 1977. La dynamique des populations de Mirides et ses implications. In: Les Mirides du Cacaoyer Ed. by Lavabre EM, G-P Maisonneuve et Larose, Paris, 171–186.
- Campos WG, Schoederer JH, Picanço MC, 2003. Performance of an oligophagous insect in relation to the age of the host plant. Neotrop. Entomol. 32, 671–676.
- Collingwood CA, 1977. African mirids. In: Les Mirides du Cacaoyer Ed. by Lavabre EM, G-P Maisonneuve et Larose, Paris, 71–76.
- Cross DJ, King ABS, 1971. Capsid rearing. In: Cocoa capsids in West Africa. Report of the International Capsid Research Team, 1965–1971, Cocoa, Chocolate & Confectionery Alliance, London, 55–61.
- Crowdy SH, 1947. Observation on the pathogenicity of *Calonectria rigidiuscula* (Berk. and Br.) Sacc. on *Theobroma cacao* L. Ann. Appl. Biol. 34, 45–59.
- Elkinton JS, 1993. Insect population ecology. An African perspective. ICIPE Science Press, Nairobi, Kenya.
- Entwistle PF, 1972. Pests of cocoa. Longman Group Ltd, London.
- Fleischer SJ, Gaylor MJ, 1988. *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae) population dynamics: nymphal development, life tables, and Leslie matrices on selected weeds and cotton. Environ. Entomol. 17, 246–253.
- Gibbs DG, Pickett AD, Leston L, 1968. Seasonal population changes in cocoa capsids (Hemiptera: Miridae) in Ghana. Bull. Entomol. Res. 58, 279–293.
- Houillier M, 1964. Régime alimentaire et disponibilité de ponte des Miridés dissimulés du cacaoyer. Rev. Path. Vég. Ent. Agr. Fr. 43, 195–200.
- Kumar R, Ansari AK, 1974. Biology, immature stages and rearing of cocoa-capsids (Miridae: Heteroptera). Zool. J. Linn. Soc. 54, 1–29.
- Lavabre EM, 1969. Progrès récents dans l'élevage en laboratoire de quelques déprédateurs des cacaoyères africaines. Bull. Phytos. FAO. 17, 132–135.
- Lavabre EM, 1977. Les mirides du cacaoyer. Ed. by Lavabre EM, G-P Maisonneuve et Larose, Paris, 366 p.
- Lavabre EM, Decelle J, Debord P, 1962. Recherches sur les variations des populations de Mirides en Côte d'Ivoire. Café Cacao Thé. 6, 287–295.
- Lotodé R, 1969. Etude statistique de l'évolution d'une population de Mirides. Café Cacao Thé. 13, 216–220.
- Nwana IE, Youdeowei A, 1977. The effect of relative humidity on the development and survival of the pre-imaginal stages of *Bathycorbia thalassina* (H-S) (Pentatomidae) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Miridae) in Nigeria. J. Nat. Hist. 11, 445–449.
- Nwana IE, Youdeowei A, 1978. The spatial distribution of three species of Heteroptera in a cocoa farm in Ibadan, Nigeria. Nigerian J. Entomol. 3, 27–33.
- Padi B, Owusu GK, Kumah NK, 1996. A record of *Desplatsia dewevrei* (De Wild & Th. Dur.) (Tiliaceae) as an alternative and potential breeding host plant for the cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. Proceedings of the 12th International Cocoa Research Conference, Salvador, Bahia, Brazil, 31–37.
- Piart J, 1970. Etude de quelques caractéristiques biologiques du miride du cacaoyer *Distantiella theobromae* Dist. au moyen d'un élevage au laboratoire. Café Cacao Thé. 14, 28–36.
- Piart J, 1977. Elevage au laboratoire des Mirides du cacaoyer. In: Les Mirides du Cacaoyer Ed. by Lavabre EM, G-P Maisonneuve et Larose, Paris, 203–211.
- Piart J, 1978. Fluctuations saisonnières de la fécondité chez le Miride du cacaoyer *Distantiella theobroma* Dist. Café Cacao Thé. 22, 195–201.
- Prins G, 1964. A laboratory rearing method for the cocoa mirid *Distantiella theobroma* (Dist.) (Hemiptera: Miridae). Bull. Entomol. Res. 55, 615–616.
- Raw F, 1959. An insectary method for the rearing of cacao mirids, *Distantiella theobroma* (Dist.) and *Sahlbergella singularis* Hagl. Bull. Entomol. Res. 50, 11–12.
- SAS Institute, 1987. SAS user's guide: statistics, version 9.1.3. SAS Institute, Cary, NC.
- Shapiro SS, Wilk MB, 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). Biometrika 52, 591–610.
- Sundararaju D, Babu PCS, 1998. Life table studies of *Helopeltis antonii* Sign. (Heteroptera: Miridae) on neem, guava and cashew. J. Entomol. Res. 22, 241–244.

- Tauber MJ, Tauber CA, Nyrop JP, Villani MG, 1998. Moisture, a vital but neglected factor in the seasonal ecology of insects: hypotheses and tests of mechanisms. *Environ. Entomol.* 27, 523–530.
- Williams G, 1953a. Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the gold coast. Part I: Mirid damage. *Bull. Entomol. Res.* 44, 101–119.
- Williams G, 1953b. Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the gold coast. Part II: geographical and habitat distribution. *Bull. Entomol. Res.* 44, 427–437.
- Williams G, 1954. Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the gold coast. Part III: population fluctuations. *Bull. Entomol. Res.* 45, 723–744.
- Youdeowei A, 1964. Progress in the laboratory rearing of cocoa mirids in Nigeria. *Proceedings of the Conference on Mirids and other Pests Cocoa*, Ibadan, Nigeria, 98–100.
- Youdeowei A, 1971. Studies on the pattern of distribution of the cacao capsid, *Sahlbergella singularis* Hagl. in relation to light intensity in an isolated plot of cacao, *Theobroma cacao* L. *J. West African Sci. Assoc.* 16, 5–12.
- Youdeowei A, 1973. The life cycles of the cocoa mirids *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* Dist. in Nigeria. *J. Nat. Hist.* 7, 217–223.

3. Paramètres démographiques d'une population d'élevage de *Sahlbergella singularis* et leurs relations avec la phénologie et les conditions microclimatiques de la canopée du cacaoyer

Article 2 (en projet) :

Babin, R., Anikwe, J.C., Dibog, L., & Lumaret, J.P. Demographic parameters of *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) and their relations with cocoa tree phenology and canopy microclimate. A soumettre au *Bulletin of Entomological Research*.

Demographic parameters of *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) and their relations with cocoa tree phenology and canopy microclimate.

Demographic parameters of cocoa mirids

R. Babin^{1,2*}, Anikwe, J.C.³, Dibog, L.⁴, & Lumaret, J.P.²

¹ CIRAD Regional Management, BP 2572, Yaoundé, Cameroon

² Arthropod Team, UMR 5175 CEFE, University of Montpellier III, Montpellier, France

³ Cocoa Research Institute of Nigeria, P.M.B. 5244, Ibadan, Nigeria

⁴ IRAD, BP 2067, Yaoundé, Cameroon

* Corresponding author

Tel: (237) 22 21 25 41

Fax: (237) 22 20 29 69

E-mail: regis.babin@cirad.fr

Introduction

Mirid bugs (*Sahlbergella singularis* Haglund and *Distantiella theobroma* Distant) are the most important cocoa pests in Africa. *Sahlbergella singularis* is more widely distributed, being present throughout the forest zone, from Sierra Leone to the Democratic Republic of Congo (DRC) (Entwistle, 1972). In Cameroon, *S. singularis* is by far the more common species on cocoa (Lavabre, 1960; Babin *et al.*, 2009). Nymphs and adults of this species feed on cocoa fruits and shoots. Short term crop losses are mainly due to the destruction of the branch tips. In addition, feeding lesions can become infected by parasitic fungi and usually develop into cankers, weakening and eventually even killing cocoa trees in the case of serious infection (Crowdy, 1947; Williams, 1953a; Collingwood, 1977).

The life cycle of *S. singularis* includes five nymphal instars, described in detail by Kumar & Ansari (1974). Sexually mature females emit a pheromone to attract males (Padi *et al.*, 2000) and under laboratory conditions, adults mate three to seven days after their final moult (Youdeowei, 1977). Subsequently, the females lay their eggs, singly, embedded in the pod pericarp, pod peduncles, green shoots and/or chupons, with two fine respiratory filaments projecting from the plant surface (Raw, 1959; Collingwood, 1977). Newly hatched nymphs start feeding almost immediately, on nearby pods and/or green shoots (Cotterell, 1926). The duration of development, from egg to sexually mature adults, was estimated to be 40 to 50 days (Kumar & Ansari, 1974; Babin *et al.*, 2006).

In nature, *S. singularis* populations on cocoa display sharp seasonal fluctuations. The pattern of these fluctuations shows similarities throughout West and Central Africa, with one peak between August and December, depending on the area (Lavabre *et al.*, 1960 ; Lavabre *et al.*, 1962 ; Entwistle, 1972 ; Bruneau de Miré, 1977 ; N'guessan & Coulibaly, 2000). High levels of mirid populations usually overlap contrasting climatic seasons and most authors agree that temperature and rainfall patterns do not directly influence mirid populations (Lavabre, 1977). *S. singularis* population fluctuations may actually be linked to cocoa tree phenology, in other words, to food availability (Entwistle, 1972 ; Bruneau de Miré, 1977 ; Lavabre, 1977). However, due to a lack of in-depth studies, an explanation for the seasonal variation in *S. singularis* populations still eludes us. In addition, basic life history traits of *S. singularis*, such as survival and fecundity, have not yet been precisely established, mainly because of problems of maintaining this species in captivity (Entwistle,

1972; Piart, 1977). However, a novel rearing method (Babin *et al.*, 2008) now allows us to answer some of the questions regarding the life history in more detail.

Life tables are excellent tools to analyse demographic processes of insect populations (Fleischer & Gaylor, 1988; Jácome *et al.*, 1999; Ekesi *et al.*, 2006). The method consists in computing, using temporal survival and fecundity data, synthetic demographic parameters, which allow an assessment of the developmental capacity of a population (Birch, 1948; Elkinton, 1993). Such parameters can be useful to develop population models and relevant pest management strategies (Alvarado-Rodriguez *et al.*, 1987; Morgan *et al.*, 2001).

The objective of this study therefore, focused on increasing our knowledge of the life history of *S. singularis*. Secondly, a life table analysis was conducted in order to better understand natural fluctuations in population. Thus, *S. singularis* survival, fecundity and nymphal development under semi-natural conditions were assessed. Finally, we studied the impact of cocoa phenology and cocoa canopy microclimate on *S. singularis* fecundity.

Materials and methods

Plant and insect sources

Plant material came from an on-station genotypes plot, with about 30 lines of 15 unshaded 40-year-old cocoa clones, free of any insecticide application. The plot is located near the Institute of Agricultural Research for Development (IRAD), Nkolbisson, Yaoundé. Ten trees of clone ICS95 (Imperial College Selection, Trinidad) were selected within the plot for rearing and experimentation. These trees were selected because they were highly productive in 2006-07 and thus provided sufficient pods for experimentation.

Insects came from a laboratory rearing population. Insects were maintained in an insectary climate chamber (temperature = $24.7 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$, relative humidity = $84.5 \pm 6.8\%$, photoperiod: 12 L : 12 D), as described by Babin *et al.* (2008). Rearing was initiated in April 2006 by collecting 50 nymphs from a cocoa farm. The first nymphs of the next generation (G1) appeared in May 2006. The first nymphs of the last generation used for experimentation, generation 12 (G12), appeared in November 2007 (table 1). Adults from generations G1 to G5 and G8 to G12 as well as nymphs from generations G8 to G12 were randomly picked from the rearing population for experimentation. Since ICS95 did not bear appropriate fruits from February to April 2007, experimentation with individuals from

generations six (G6) and seven (G7) was not possible. However, during this period, the rearing population was maintained using pods of other cocoa genotypes.

Table 1. Study periods and relevant variations of natural *Sahlbergella singularis* populations and climatic seasons.

Study period (starting date)		Rearing generation	Variations of natural SS* populations ¹	Climatic season
Nymphal development study	Fecundity study			
-	16/06/06	G1	Growth	Rainy season
-	09/08/06	G2	Growth and peak	Mild dry season
-	27/09/06	G3	Peak and drop	Rainy season
-	18/11/06	G4	Drop and latency	Rainy season (end)
-	09/01/07	G5	Latency	Strong dry season
01/05/07	06/06/07	G8	Growth	Rainy season
27/06/07	24/07/07	G9	Growth and peak	Mild dry season
21/08/07	19/09/07	G10	Peak and drop	Rainy season
09/10/07	07/11/07	G11	Drop and latency	Rainy season
27/11/07	27/12/07	G12	Latency	Strong dry season

¹ adapted from studies conducted in the Yaoundé region by Lavabre (1960) and Bruneau de Miré (1970).

* SS : *Sahlbergella singularis*

Nymphal survival and development

A large metal mesh cage (60 × 60 × 60 cm) mounted on a 150 cm pedestal was placed below the cocoa canopy in the genotype plot. Twenty to 30 nymphs per generation were reared in cohorts of five to eight individuals in 4.5-l transparent-plastic buckets (Ø 17 cm, 20 cm deep). Plastic buckets were covered with a piece of muslin and stored in the metal cage. The bottom of each bucket was lined with absorbent paper to prevent water condensation. Each bucket contained a pod which was changed every 10 days. Nymphal survival and development were monitored daily until the final moult.

Female survival and fecundity

For each studied generation, 10 to 25 recently moulted females were removed from the rearing and kept separately in ventilated plastic boxes ($7 \times 10 \times 2$ cm) for a pre-mating period of five days. Each box contained three sections of green cocoa shoots and was stored in the insectary. Cocoa shoots were changed every two days. Then, a 1-2 days old adult male was introduced into each box for mating. After 24 hours, pairs were transferred onto sleeved pods in the genotype plot. Muslin sleeves (45×30 cm) were used to enclose a pod and part of the branch bearing the pod in order to provide females with adequate feeding and oviposition sites. Sub-adult or adult pods were chosen. Ripe pods were not used. They are not a durable food source, as they may rot and dry out quickly. However, sometimes pods ripened in the sleeves during mirid infestation. Sleeved pods were preserved from ants by ringing the branch with glue.

Because *S. singularis* eggs are embedded in plant tissues, they were difficult to detect. Hence, we assessed female oviposition period and fecundity from the time when the first instars emerged, as in similar studies done on other mirid species with endophytic oviposition (e.g. Gerber, 1995). Thus, egg mortality was not assessed and fecundity was measured by nymph production. From the 15th day after putting the adults on sleeved pods, i.e., one day before the minimum egg development duration assessed under similar rearing conditions (Babin *et al.*, 2006), sleeved pods were checked daily for at least 30 days and adult mortality and emerging nymphs were recorded. Young nymphs were counted, removed from the sleeved pod with a fine camel hair brush, and incorporated into the rearing population. If no nymphs were detected on a sleeved pod on the 45th day after the onset of the experiment, the sleeve was removed from the tree. Otherwise, monitoring was extended for one week after the last detected hatching.

Demographic parameters

The percentage of females surviving at the 21st day of life (the first sleeve check), the mean longevity of females and the mean fecundity (in nymphs/female) were assessed for rearing generations G1 to G5 and G8 to G12. Development duration and survival rate were assessed for every instar of generations G8 to G12. These data allowed the construction of life tables for generations G8 to G12 following the method of Birch (1948) and Elkinton (1993). The proportion of individuals surviving from day x to day $x+1$ was noted l_x . As egg development was not monitored in this study, at hatching time, l_x was assumed to be one.

A sex ratio of F : M = 1 : 0.61 was obtained from 330 adults at the end of the nymphal development studies of generations G8 till G12. Hence, the number of nymphs produced per female (of known age at x days) was divided by 1.61 in order to obtain the number of females (m_x value). The gross reproductive rate (GRR), defined as the average number of daughter nymphs produced by a female throughout her entire reproductive period, was computed as: $\sum m_x$. The net reproductive rate (R_0) was estimated from $\sum l_x m_x$, and is the net rate of increase per generation. The generation time (T_c) expressed as the mean time between the birth of parents and the birth of offspring was assessed with: $\sum (x l_x m_x) / R_0$. The intrinsic rate of increase (r) was estimated using the equation: $\sum (e^{-rx} l_x m_x) = 1.0$, where the r value was obtained by successive approximations, such that the left-hand side of the equation was sufficiently close to 1.0; the population doubling time (T_d) was obtained as follows: $\ln(2)/r$.

Cocoa tree phenology and canopy microclimate

Cocoa tree phenology was characterized by monitoring one randomly selected branch of each of the 10 trees used in this study. The number of flowers and of young, mature, and ripe pods was recorded weekly. The vegetative activity of the trees was assessed weekly by scoring the abundance of flushes on a scale from 0 to 4, where 0 was the score for no flush and 4 was the score for many flushes. Temperature and relative humidity (RH) were recorded every 30 minutes in the genotype plot, during the two years of the experiment years, using a Testo humidity/temperature logger (Testo 175-H2, Testo, Germany). The data-logger was placed within the cocoa canopy, about 1.80 m above the ground.

Statistical analysis

Nymphal survival and development data, as well as longevity and fecundity data for adult females, were tested for normality using a univariate analysis and the W-test for normality. When the data were not normal they were transformed (count data log-transformed and percentages arcsine-transformed). Successive generations were then compared for survival, longevity, fecundity and development using a general linear model (GLM) with SAS (SAS Institute, 1987). When significant differences were found, means were separated using Duncan multiple comparison tests. Among successive generations the proportions of surviving females were compared using a chi-square test of independence.

Trends of mean fecundity per generation and monthly means of parameters for cocoa phenology and canopy microclimate were first graphically compared. Then, relationships between phenology, climate and fecundity were assessed by simple Pearson correlations, using the *Corr* procedure of SAS (SAS Institute, 1987). With this aim in view, mean number of flowers, young, mature, and ripe pods and the mean flushing score, as well as the average of maximum, minimum and mean daily values for relative humidity and temperature were calculated for the living period of each caged female. Before analysis, count data for fecundity and cocoa phenology were log transformed.

Results

Nymphal development and survival

Mean development duration of nymph instars increased gradually from 3.8 ± 0.4 days, to 4.0 ± 0.5 days, to 4.1 ± 0.6 days, to 5.3 ± 0.7 days and to 7.6 ± 0.5 days for the 1st, 2nd, 3rd, 4th and 5th instar, respectively. Mean nymphal developmental time was 24.9 ± 1.1 days. Nymphal developmental time was significantly longer for generations G8, G9 (25.3 days), and G12 (26.0 days), compared with 23.9 days for G10 and G11 ($F_{4,15} = 7.56$; $P < 0.01$) (table 2). Overall, about 90 % of nymphs survived to the adult stage (table 3). Nymphal survival was not significantly different between successive generations ($F_{5,34} = 0.11$; $P = 0.98$).

Table 2. Mean nymphal developmental time (in days \pm Standard Deviation) for *Sahlbergella singularis*, for successive generations reared in the cocoa plot.

Generation	Initial number of nymphs	Mean length of nymphal instars (in days \pm SD)					Nymphal developmental time ¹
		I	II	III	IV	V	
G8	23	3.9 ± 0.3	4.2 ± 0.3	4.7 ± 0.6	4.9 ± 0.7	7.5 ± 0.7	25.3 ± 0.5 a
G9	32	3.5 ± 0.4	4.5 ± 0.6	3.8 ± 0.4	5.6 ± 0.3	8.0 ± 0.5	25.3 ± 1.1 a
G10	32	3.5 ± 0.3	4.0 ± 0.5	3.5 ± 0.2	5.3 ± 0.5	7.6 ± 0.2	23.9 ± 0.4 b
G11	32	4.2 ± 0.2	3.3 ± 0.3	4.2 ± 0.5	4.6 ± 0.5	7.6 ± 0.5	23.9 ± 0.6 b
G12	29	4.0 ± 0.1	4.1 ± 0.2	4.3 ± 0.5	6.2 ± 0.3	7.4 ± 0.5	26.0 ± 0.5 a

¹ Values followed by the same letter are not significantly different (Duncan multiple comparison test, with $P < 0.05$).

Table 3. Within-stage survival rate (with cumulative mortality) for successive generations of *Sahlbergella singularis* reared in the cocoa plot.

Generation	Initial number of nymphs	Within stage survival rate (%) (with cumulative mortality)				
		I	II	III	IV	V
G8	23	100.0	95.0	91.4	91.4	87.3
G9	32	100.0	96.9	90.6	90.6	90.6
G10	32	96.9	93.8	93.8	90.6	90.6
G11	32	94.1	90.5	90.5	90.5	90.5
G12	29	100.0	96.9	96.9	93.8	90.6

Female survival and fecundity

Female survival rate at the 21st day of life decreased significantly from G1 to G5 ($\chi^2 = 21.41$; $P < 0.001$; $df = 4$) and from G9 to G12 ($\chi^2 = 26.13$; $P < 0.0001$; $df = 4$), starting from 100% for G1 to 0% for G5, and from 82.4% for G9 to 11.1% for G12 (table 4, figs 1, 2). Mean female longevity did not differ significantly among generations in year 1 ($F_{3,34} = 1.67$; $P = 0.19$). However, in the second year significant ($F_{4,28} = 3.90$; $P < 0.05$) differences in mean female longevity among generations was observed with 48.0 ± 15.2 days for G8 versus 28.0 ± 5.7 days for G12. Maximum longevity was obtained for G8, with 67 days. Fecundity showed great variation both within and among generations. Mean fecundity per generation decreased significantly from G1 to G5 ($F_{4,51} = 4.55$; $P < 0.01$) and from G8 to G12 ($F_{4,45} = 4.45$; $P < 0.01$). Fecundity dropped from 49.3 ± 41.4 nymphs/female to 4.6 ± 12.1 nymphs/female in 2006 and from 89.2 ± 94.0 nymphs/female to 16.7 ± 21.1 nymphs/female in 2007. Maximum fecundity was obtained for G8, with 236 nymphs/female. First nymphs generally appeared between the 24th and the 26th day of adult female life (figs 1, 2). The pre-hatching time, the combination of the female pre-oviposition period, including the mating period (at least 6 days), together with the incubation period (about 17 days) decreased from G1 to G4 (G1 and G2, 25 days; G3, 24 days; G4, 23 days). The pre-hatching time was 26 days for G5. The second year the pre-hatching time decreased from 24 days for G8 to 22 days for G11 and was 23 days for G12.

Table 4. Percentage of surviving females at the 21st day of life, female longevity (mean \pm standard deviation and maximum value) and fecundity (mean \pm standard deviation and maximum value of the number of nymphs per female), for successive generations of *Sahlbergella singularis*.

Generation		Female tested (n)	% female survival (at 21 st day)	Surviving female longevity (days) ¹			Fecundity (nymphs/female) ¹		
				(mean \pm SD)		Max value	(mean \pm SD)		Max value
Year 1	G1	8	100.0	40.6 \pm 14.8	a	62	49.3 \pm 41.4	a	115
	G2	12	75.0	44.2 \pm 7.8	a	56	30.2 \pm 28.6	ab	80
	G3	13	84.6	37.3 \pm 9.5	a	51	39.2 \pm 30.0	a	90
	G4	16	50.0	33.6 \pm 5.9	a	44	16.3 \pm 23.9	bc	76
	G5	7	0.0	-		-	4.6 \pm 12.1	c	32
Year 2	G8	9	55.6	48.0 \pm 15.2	a	67	89.2 \pm 94.0	a	236
	G9	17	82.4	35.9 \pm 8.2	ab	54	60.1 \pm 49.8	ab	168
	G10	21	52.4	29.8 \pm 6.5	b	40	30.2 \pm 33.9	bc	108
	G11	20	15.0	31.0 \pm 3.5	b	33	17.4 \pm 29.7	c	120
	G12	18	11.1	28.0 \pm 5.7	b	32	16.7 \pm 21.1	c	89

¹ For each year independently, values followed by a same letter are not significantly different (Duncan multiple comparison test, with $P < 0.05$).

Mean daily nymph production per generation increased from the beginning of hatching time and peaked between the 26th and the 32nd days of female life and decreased gradually afterwards. However, mean daily nymph production during this peak period decreased in 2006 from 4 nymphs/female/day (G1) to 1 nymph/female/day (G5), and in 2007 from 5 nymphs/female/day (G8), to 2 nymphs/female/day (G12). Hatching time shortened from 43 to 15 days in 2006 (from G1 to G5) and from 49 to 16 days in 2007 (G8-G12).

Life table parameters

The Gross Reproductive Rate decreased by a factor greater than 5 in 2007, between generation 8 and 12, from 53.53 daughter nymphs/female to 10.03 daughter nymphs/female, respectively (table 5). The R_0 was about 4 times as high for generations eight and nine compared with G11 and G12. The intrinsic rate of increase (r) declined by a factor of 1.6 between generations G8-G9 compared with G11-G12. The highest value was obtained for G9 with $r = 0.046$ and the lowest for G11 with $r = 0.027$ (table 5). The mean

generation time (T_c) was highest for G8 and lowest for G11 with 68.0 and 58.9 days, respectively. The doubling time was about 10 days more for generations G11-G12 in comparison with generations G8-G9, approximately 25 and 15 days, respectively (table 5).

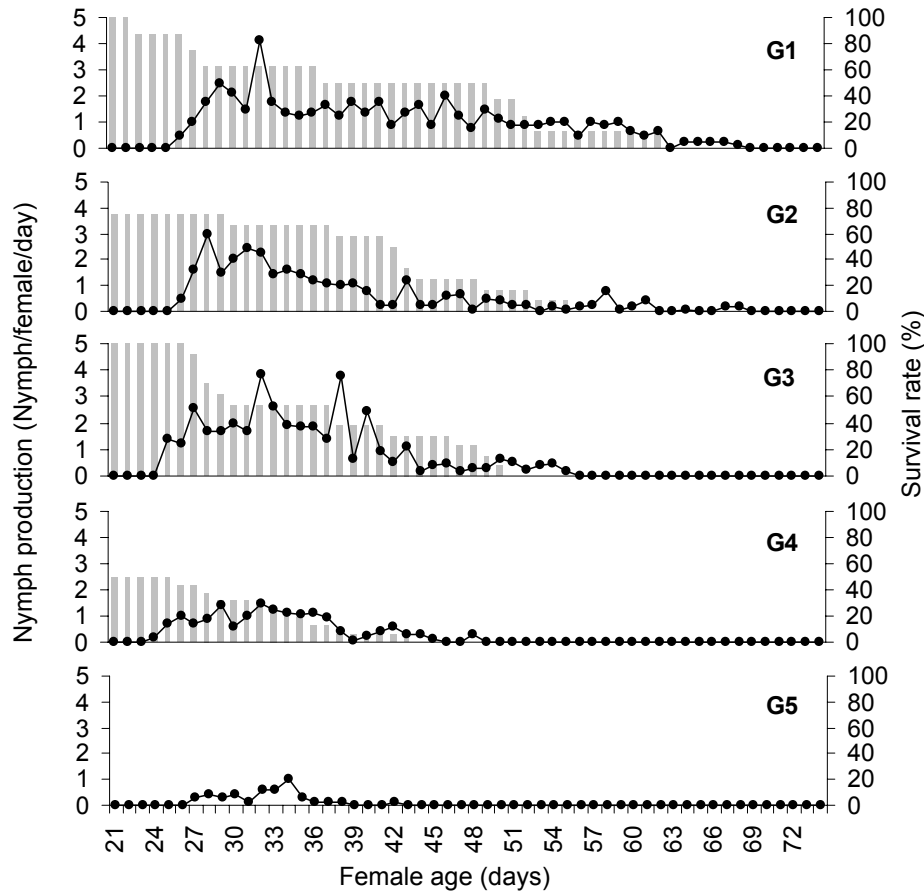


Fig. 1. Age-specific mean daily nymph production —●— (nymphs/female/day) and survival —■— (percentage of surviving female from the 21st day of life) for 5 successive generations in 2006.

Impact of cocoa tree phenology and canopy microclimate on fecundity

Trees flowered from February to August, with a peak in March. First pods, also called cherelles, appeared around the end of February and continued appearing till the end of August. Pod growth was from February to October, with a peak between May and July. Pods reached maturity from July to January. Mature pods peaked in August or September and ripe pods were present from July to January. Vegetative growth phenology was not as well defined as fruiting, especially in 2007. However, flush abundance showed a small peak in August 2006 and two peaks in October and December 2006. Flush abundance reached a plateau from January and peaked again in April 2007. There was a slight increase in flush abundance in August which reached a plateau in December 2007.

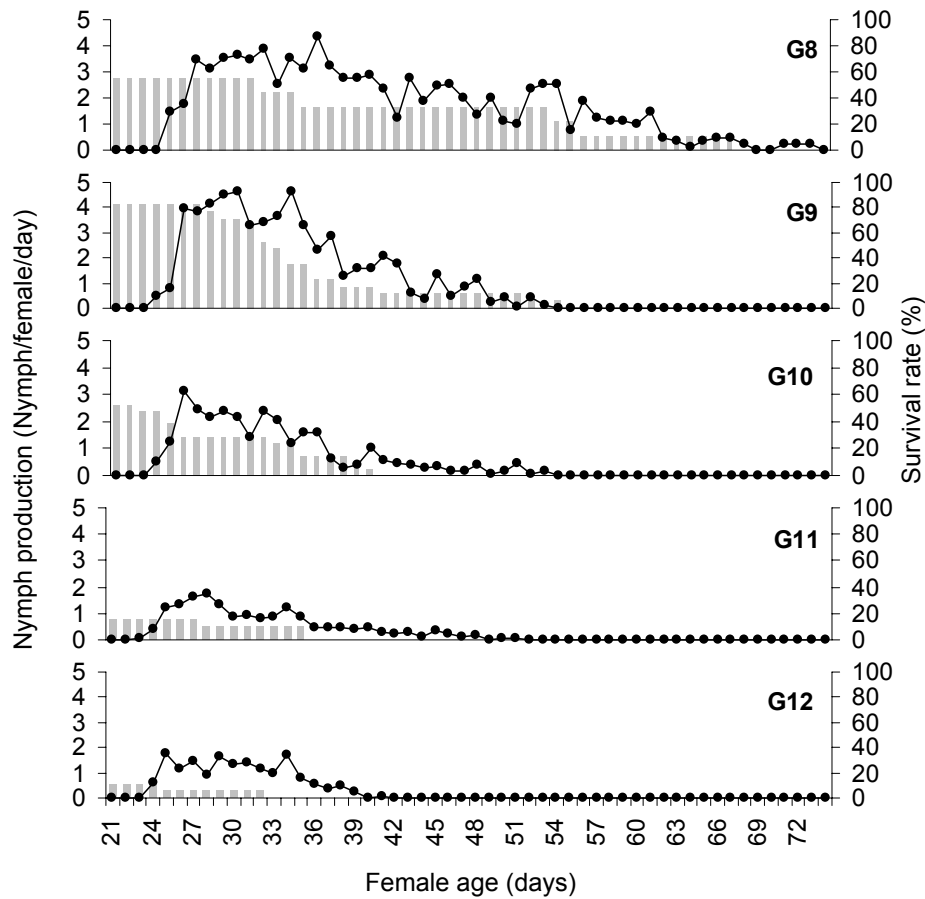


Fig. 2. Age-specific mean daily nymph production —●— (nymphs/female/day) and survival ■ (percentage of surviving female from the 21st day of life onwards) for 5 successive generations in 2007.

Table 5. Life table parameters for 5 successive generations of *Sahlbergella singularis* in 2007.

Life table parameters					
Generation	Gross reproductive rate (GRR)	Net reproductive rate (R_0)	Intrinsic rate of increase (r_m)	Mean generation time (T_c) (in days)	Doubling time (T_d) (in days)
G8	53.53	19.21	0.045	68.0	15.4
G9	36.04	18.81	0.046	64.0	15.1
G10	18.14	8.41	0.035	60.9	19.8
G11	10.44	4.81	0.027	58.9	25.7
G12	10.03	5.19	0.028	59.8	24.8

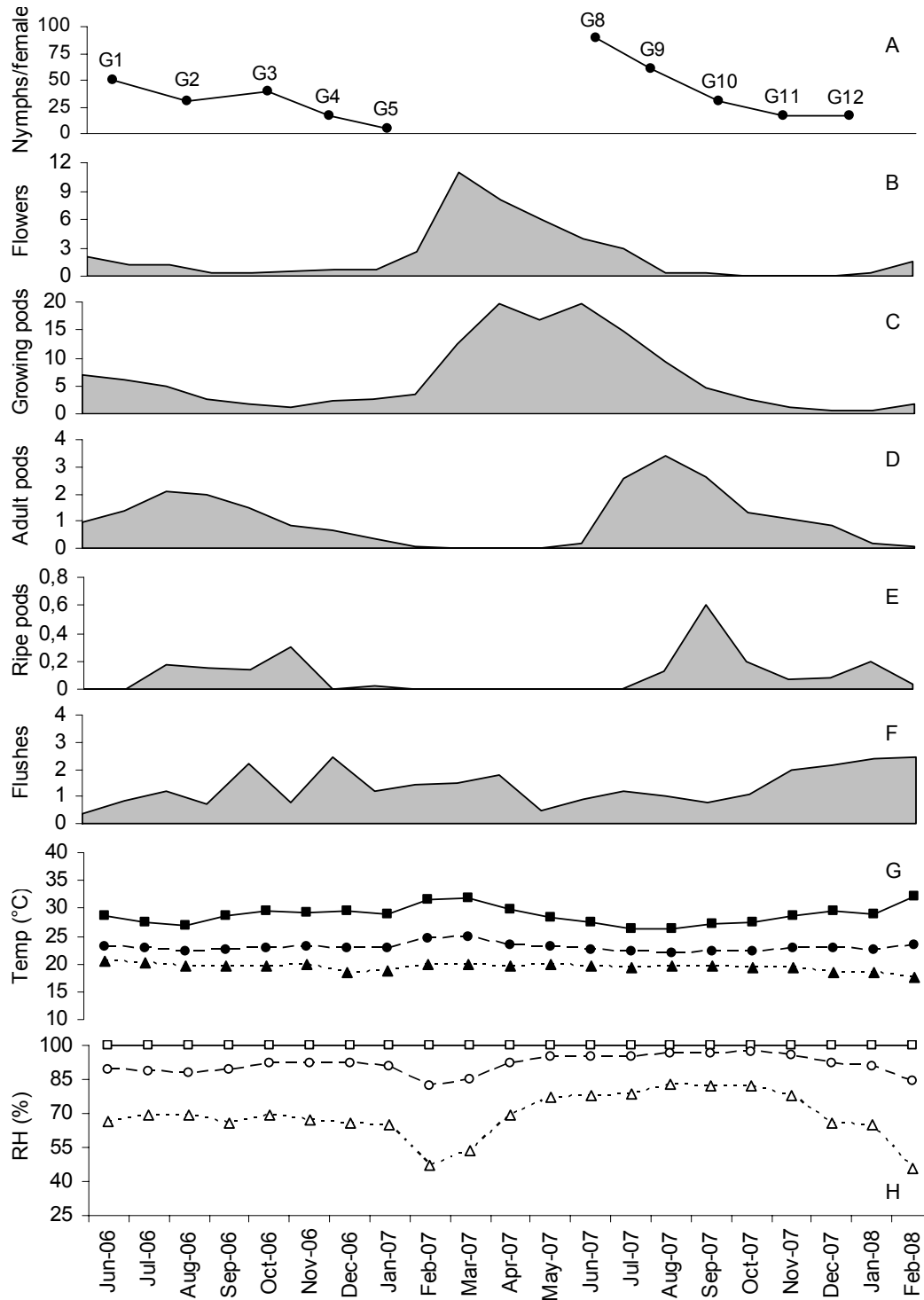


Fig. 3. Mean fecundity per generation (A), in relation with cocoa phenology and cocoa canopy microclimate conditions with, for each month, the mean number of flowers per branch (B), the mean number of young (C), mature (D) and ripe pods (E) per branch, the mean score of flushing abundance (F), the monthly mean of daily maximum —■—, mean —●— and minimum --▲-- temperatures (°C) (G), and the monthly mean of daily maximum —□—, mean —○— and minimum --△-- relative humidity (%) (H).

The daily maximum temperature varied between 26°C and 32°C and was highest in February/March. The daily minimum temperature varied between 18°C and 21°C. In December 2007 and February 2008 daily minimum temperature was lowest. The daily mean temperature fluctuated between 23°C and 25°C and was highest in February/March. The daily maximum RH was constant with 100%. In 2007, the daily minimum RH was higher than in 2006. It was relatively constant between May and November, with 65-70% in 2006 and 80-85% in 2007, and dropped to about 40% in February 2006 and February 2007. The daily mean RH varied between 80% and almost 100%, in a similar pattern as minimum RH (Figs 3G, 3H).

Correlation analysis (table 6) showed a weak but significant correlation between individual fecundity and the mean number of flowers per branch ($r = 0.37$; $P < 0.001$; $n = 103$), the mean number of young pods per branch ($r = 0.42$; $P < 0.0001$; $n = 103$) and the mean number of adult pods per branch ($r = 0.35$; $P < 0.001$; $n = 103$). On the other hand, individual fecundity was negatively correlated with the mean flushing score ($r = -0.26$; $P < 0.01$; $n = 103$). Mean fecundity per generation and daily maximum temperature showed inverse trends (fig. 3). Lowest fecundities were obtained during the drop of daily minimal RH. Correlation analysis showed a weak negative correlation between individual fecundity and the daily mean temperature ($r = -0.29$; $P < 0.01$; $n = 103$). Individual fecundity and relative humidity were not correlated.

Discussion

Life history traits

With about 25 days, nymphal development duration is similar to that found in previous studies (Cotterel, 1926; Williams, 1954; Youdeowei, 1973). However, Babin *et al.* (2006) showed that nymphal developmental time could be reduced to less than 20 days under optimal nymph rearing conditions. The longer development duration for the oldest nymphal instars of *S. singularis* has also been noted in previous research (Entwistle, 1972). That the 5th instar has the longest development duration has been observed in many species of Miridae (Wheeler, 2001). Our results show that *S. singularis* female longevity can exceed 60 days and that fecundity can reach 236 nymphs/female. To the best of our knowledge, maximum adult longevity has previously been assessed at 30 days, and fecundity at 30 to 60 eggs/female, with a maximum value of 179 (Cotterell, 1926; Williams, 1953b; Entwistle, 1972; Youdeowei, 1973; Kumar & Ansari, 1974).

Table 6. Correlations between *Sahlbergella singularis* fecundity (nymphs/female) and cocoa phenology and microclimate parameters.

Parameters	Correlation coefficient <i>r</i>	<i>p</i> value	<i>n</i>
Flowers	0.37	<0.001	103
Young pods	0.42	<0.0001	103
Adult pods	0.35	<0.001	103
Mature pods	-0.09	ns	103
Flushes	-0.26	<0.01	103
Mean HR (%)	0.02	ns	103
Max. HR (%)	-0.03	ns	103
Min. HR (%)	0.06	ns	103
Mean temp. (°C)	-0.29	<0.01	103
Max. temp. (°C)	-0.17	ns	103
Min. temp. (°C)	0.02	ns	103

Consequently, our results suggest that *S. singularis* reproductive ability has been underestimated in the past, probably because of inappropriate rearing techniques (Youdeowei, 1973). This assertion is supported by the fact that a maximum of 276 eggs/female has been obtained for a very closely related species, *D. theobroma* (Piart, 1970). Our results show that the nymph emergence period is as long as the female lifespan. This suggests that oviposition occurs more or less over the whole lifespan of the adult female, i.e. for 30 to 50 days. This trait may be linked to the iteroparous mode of reproduction that characterizes the Miridae (Wheeler, 2001). Moreover, *S. singularis* oviposition time seems to be continuous, as no periodic interruption was recorded. However, our results suggest that oviposition effort is not constant throughout the female's life, since oviposition rate increases quickly to a maximum 3 to 4 days after reaching sexual maturity, and then decreases gradually with increasing female age.

Life table parameters

In spite of a high nymphal survival rate (90%), we obtained low natural rates of increase, (about 0.04), in comparison to other mirid species (Fleischer & Gaylor, 1988; Sundararaju & Sundara Babu, 1998). *Sahlbergella singularis* has a low reproductive potential and thus

is to be classified among the slow multiplying species of the family Miridae. In farms, cocoa mirids are generally present at low densities, yet, they cause considerable damage to the cacao canopy (Williams, 1953a; Collingwood, 1977). Extensive damage implies increasing competition for food, especially for herbivorous mirids that use high-quality resources on woody hosts (Wheeler, 2001). Thus, a low rate of growth might have been selected by *S. singularis* to avoid food competition.

The decline of the intrinsic rate of natural increase between G8 and G12 and the associated lengthening of the population doubling time are mainly due to a drop in reproductive parameters, which show far more variation than nymphal development parameters. The development capacity of generations varies in accordance with observed fluctuations of *S. singularis* populations in their natural habitat. The time period of the year when generations G8 and G9 were followed (between May and July) and which had the highest development capacity corresponds to the proliferation period of natural populations in Cameroon, i.e. between May and August. The generations with low development capacity, G11 and G12, were observed during the months of October and November, which correspond to the drop of natural populations. These results suggest that reproduction might be a key parameter of the dynamics of *S. singularis* populations in nature. In this study, the relative stability of nymphal development parameters may be due to relatively constant and favourable rearing conditions. Mortality of nymphs, which were fed with selected fresh pods and shielded from desiccation and natural enemies, is obviously underestimated in comparison with natural populations.

Variations in fecundity

Fecundity was assessed by observing nymphal emergence. Consequently, fecundity depended on the number of eggs laid as well as on egg survival. Like most Miridae, *S. singularis* has adopted endophytic oviposition to maximise survival of eggs, protecting them from desiccation and natural enemies (Wheeler, 2001). Therefore, we assumed that egg survival was relatively constant during the study period and that variations in fecundity are mainly due to variations in the number of eggs laid during the oviposition period on sleeved pods.

The results show that female fecundity is highly variable both within and among generations. Great variations of fecundity among females of a single generation have already been observed within rearing populations of *S. singularis*. Thus, the presence of

both females infertile and of females far more fecund than the mean has been noted in most rearing attempts (Houiller, 1964; Entwistle, 1972; Youdeowei, 1973). These variations might have a genetic basis, but this has not been demonstrated.

Our results show that female longevity, daily fecundity and total fecundity decrease between generations in a similar pattern, suggesting that total fecundity, as well as daily fecundity, may be linked to female survival. In the family Miridae as for many insects, ovarioles produce eggs both during nymphal development and during the greater part of the adult reproductive life (Wheeler, 2001). Thus, fecundity may be affected by adult's living conditions (Awmack & Leather, 2002), i.e, in our study, by living conditions for females on sleeved pods.

Impact of cocoa tree phenology and canopy microclimate on fecundity

With a maximum value of $r = 0.42$, correlation coefficients we obtained were globally weak. This might be explained by the high variability of fecundity among females of the same generation. However, our results suggest that the period of fruiting of the cocoa tree may be more favourable for mirid reproduction than the flushing period. The highest correlation coefficient was obtained for the young pods ($r = 0.42$), suggesting that the period of pod growth may be more favourable for mirid reproduction than the period of pod maturation. Impact of host plant quality, and especially nitrogen content, on fecundity is well known for numerous herbivorous insects. Nutritional components can directly affect fecundity through egg initiation and maturation in reproductive tracts, or indirectly by modifying female oviposition behaviour (Awmack & Leather, 2002). The effect of food source on female fecundity was demonstrated for the closely related mirid species *D. theobroma*. Houillier (1964) dissected ovaries of three females reared for six days on pods still attached to the tree, on detached pods and on shoots. Ovaries contained 34 eggs, 6 eggs and 1 egg respectively. Muhamad & Way (1993) studied the impact of pod maturation on fecundity of *Helopeltis theivora*, a mirid damaging cocoa in Asia. In this study, females reared on sleeved pods lay more eggs on young pods than on older ones, and rarely lay eggs in ripe pods. Moreover, when reared on adult pods, females lay all their eggs in the first 10 days, whereas oviposition is longer on growing pods. The authors suggest that eggs laid during the first ten days of the female's adult phase are already mature at the final moult, whereas the maturation of further eggs depends on the nutritional components of pods, which are more favourable in growing pods. In our study, variations

of fecundity might be similarly linked to variations in the nutritional status of pods. However, further research is needed to assess the real impact of nutrient supply on *S. singularis* survival and fecundity.

Our results show that fecundity is inversely correlated to the mean daily temperatures. The impact of temperature on insect fecundity is well documented. Measured at constant temperature, fecundity is usually limited by above-optimum temperatures for species of temperate regions (Nadgauda & Pitre, 1986; Morgan *et al.*, 2001) as well as tropical species (Premachandra *et al.*, 2004). To our knowledge, effects of temperature on fecundity of *S. singularis* have not been demonstrated. However, optimal temperature for fifth instar nymphs was assessed as between 18.5 and 23.5 °C (with maximum relative humidity) (Entwistle, 1972). In our study, fecundity was adversely affected by the rise of temperatures between August 2007 and February 2008, when temperatures exceeded 30°C.

We failed to demonstrate any effect of relative humidity on fecundity. However, as cocoa mirids are sensitive to desiccation, the drop of the minimum daily relative humidity in February, due to dry northern winds (the harmattan), might affect the survival of *S. singularis*. The optimum relative humidity rate was estimated at between 90 and 95 % for nymphs of *S. singularis* (Entwistle, 1972). Moreover, Cross & King (1971) demonstrated that a relative humidity rate lower than 50 % led to the death of young nymphs of *D. theobroma* in three hours.

This work contributes to a better understanding of seasonal variations of *S. singularis*. The high reproductive potential of females, due to optimal food supply and climatic conditions, may largely explain the growth of natural populations. At the end of the fruiting period, the maturation of pods, as well as the rise of temperatures, may negatively affect fecundity and female survival and thus contribute to the drop of populations. After pod harvesting, mirids feed on green shoots, causing considerable damage to the cocoa canopy. Further research is needed to assess the impact of this feeding habit on nymphal survival and female fecundity.

Acknowledgements

We would like to thank the personnel of the IRAD research station at Nkolbisson, and especially Drs Luc Dibog and Salomon Nyassé, for the use of their land and facilities and for their assistance in maintaining the cocoa plot. Special recognition is extended to Victor

Ondoa, Benoît Owona and Junior Zomo, the technical workforce of the Laboratory of Entomology. We are especially grateful to Martijn Ten Hoopen for his assistance in writing of the English text. This research was funded by CIRAD.

References

- Alvarado Rodriguez, B., Leigh, T.F., Foster, K.W. & Duffey, S.S. (1987) Life tables for *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) on susceptible and resistant common bean cultivars. *Environmental Entomology* **16**, 45-49.
- Awmack, C.S. & Leather, S.R. (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* **47**, 817-844.
- Babin, R., Dibog, L., & Bisseleua, D.B.H. (2006) Description et évaluation d'une nouvelle méthode d'élevage, et éléments de biologie de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera : Miridae), principal insecte ravageur du cacaoyer au Cameroun. pp. 1297-1303 in *Proceedings of the 15th International Cocoa Research Conference*, San Jose, Costa Rica.
- Babin, R., Bisseleua, H., Dibog, L., & Lumaret, J.C. (2008) Rearing method and life-table data for the cocoa mirid bug *Sahlbergella singularis* Haglund (Hemiptera: Miridae). *Journal of Applied Entomology* **132**, 366-374.
- Babin, R., Ten Hoopen, G.M., Cilas, C., Enjalric, F., Yede, Gendre, P., & Lumaret, J.P. (2009) The impact of shade on the spatial distribution of *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) in traditional cocoa agroforests. *Agricultural and Forest Entomology* [in press].
- Birch, L.C. (1948) The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* **17**, 15-26.
- Bruneau de Miré, P. (1977) La dynamique des populations de Mirides et ses implications. pp. 171-186 in Lavabre, E. M. (Ed) *Les Mirides du Cacaoyer*. Paris, G-P. Maisonneuve et Larose.

- Collingwood, C.A. (1977) African mirids. pp. 71-83 in Lavabre, E. M. (Ed) *Les Mirides du Cacaoyer*. Paris, G-P. Maisonneuve et Larose.
- Cotterell, G.S. (1926) Preliminary study of the life history and habits of *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Sahlbergella theobroma* Dist.. *Bulletin of the Department of Agriculture of the Gold Coast* **3**, 1-26.
- Cross, D.J. & King, A.B.S. (1971) Capsid rearing. pp. 55-61 in *Cocoa capsids in West Africa. Report of the International Capsid Research Team, 1965-71*.
- Crowdy, S.H. (1947) Observations on the pathogenicity of *Calonectria rigidiuscula* (Berk. & Br.) Sacc. on *Theobroma cacao* L.. *Annals of Applied Biology* **34**, 45-59.
- Ekesi, S., Nderitu, P.W. & Rwomushana, I. (2006) Field infestation, life history and demographic parameters of the fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Bulletin of Entomological Research* **96**, 379-386.
- Elkinton, J.S. (1993) *Insect population ecology, an African perspective*. 99 p. Nairobi, Kenya, ICIPE Science Press.
- Entwistle, P.F. (1972) *Pests of Cocoa*. 779 pp. London, Longman Group Ltd.
- Fleischer, S.J. & Gaylor, M.J. (1988) *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae) population dynamics: nymphal development, life tables, and Leslie matrices on selected weeds and cotton. *Environmental Entomology* **17**, 246-253.
- Gerber, G.H. (1995) Fecundity of *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae). *Canadian Entomologist* **127**, 263-264.
- Houillier, M. (1964) Régime alimentaire et disponibilité de ponte des Miridés dissimulés du cacaoyer. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* **43**, 195-200.

- Jácome, I., Aluja, M., & Liedo, P. (1999) Impact of adult diet on demographic and population parameters of the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research* **89**, 165-175.
- Kumar, R. & Ansari, A.K. (1974) Biology, immature stages and rearing of cocoa-capsids (Miridae: Heteroptera). *Zoological Journal of the Linnean Society* **54**, 1-29.
- Lavabre, E.M. (1960) Recherches sur une méthode économique de contrôle des mirides du cacaoyer. *Café Cacao Thé* **4**, 16-25.
- Lavabre, E.M., Decelle, J. & Debord, P. (1962) Recherches sur les variations des populations de Mirides en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* **6**, 287-295.
- Lavabre, E.M. (1977) Variations saisonnières de populations. pp. 155-170 in Lavabre, E. M. (Ed) *Les Mirides du Cacaoyer*. Paris, G-P. Maisonneuve et Larose.
- Morgan, D., Walters, K.F.A & Aegerter, J.N. (2001) Effect of temperature and cultivar on pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) life history. *Bulletin of Entomological Research* **91**, 47-52.
- Muhamad, R. & Way, M.J. (1995) Relationships between feeding habits and fecundity of *Helopeltis theivora* (Hemiptera: Miridae) on cocoa. *Bulletin of Entomological Research* **85**, 519-523.
- Nadgauda, D. & Pitre H.N. (1986) Effects of temperature on feeding, development, fecundity, and longevity of *Nabis roseipennis* (Hemiptera: Nabidae) fed tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae) nymphs. *Environmental Entomology* **15**, 536-539.
- N'Guessan, F.K. & Coulibaly, N. (2000) Dynamique des populations de mirides et de quelques autres prédateurs du cacaoyer dans la région Ouest de la Côte d'Ivoire. pp. 425-435 in *Proceedings of the 13th International Cocoa Research Conference*, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia.

- Padi, B., Downham, M., Farman, D. & Sarfo, J.E. (2000) Evidence of sex attractants in the cocoa mirids *Distantiella theobroma* (Dist.) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Heteroptera: Miridae) in field-trapping experiments. pp. 395-400 in *Proceedings of the 13th International Cocoa Research Conference*, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia.
- Piart, J. (1970) Etude de quelques caractéristiques biologiques du miride du cacaoyer *Distantiella theobromae* Dist. au moyen d'un élevage au laboratoire. *Café Cacao Thé* **14**, 28-36.
- Piart, J. (1977) Elevage au laboratoire des Mirides du cacaoyer. pp. 203-211 in Lavabre, E. M. (Ed) *Les Mirides du Cacaoyer*. Paris, G-P. Maisonneuve et Larose.
- Premachandra, W.T.S.D., Borgemeister, C., Chabi-Olaye, A. & Poehling, H.-M. (2004) Influence of temperature on the development, reproduction and longevity of *Ceratothripoides claratris* (Thysanoptera: Thripidae) on tomatoes. *Bulletin of Entomological Research* **94**, 377-384.
- Raw, F. (1959) An insectary method for the rearing cacao mirids, *Distantiella theobroma* (Dist.) and *Sahlbergella singularis* Hagl.. *Bulletin of Entomological Research* **50**, 11-12.
- SAS Institute (1987) *SAS user's guide: Statistics, version 9.1.3*. Cary, North Carolina, SAS Institute.
- Sundararaju, D. & Sundara Babu, P.C.S. (1998) Life table studies of *Helopeltis antonii* Sign. (Heteroptera: Miridae) on neem, guava and cashew. *Journal of Entomological Research* **22**, 241-244.
- Wheeler, A.G. (2001). *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae)*. 507 pp. New York, Cornell University Press.
- Williams, G. (1953a) Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast. Part I: Mirid Damage. *Bulletin of Entomological Research* **44**, 101-119.

- Williams, G. (1953b) Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast. Part II: Geographical and habitat distribution. *Bulletin of Entomological Research* **44**, 427-437.
- Williams, G. (1954) Field observations on the cocoa mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast. Part III: Population fluctuations. *Bulletin of Entomological Research* **45**, 723-744.
- Youdeowei, A. (1973) The life cycles of the cocoa Mirids *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* Dist. in Nigeria. *Journal of Natural History* **7**, 217-223.
- Youdeowei, A. (1977) Behaviour and Activity. pp. 223-236 in Lavabre, E. M. (Ed) *Les Mirides du Cacaoyer*. Paris, G-P. Maisonneuve et Larose.

4. Discussion et conclusion

La technique d'élevage présentée dans ce chapitre nous a permis de maintenir une population de *S. singularis* pendant 15 générations successives, soit près de deux années. Ce résultat est inédit. L'élevage des mirides présente en effet plusieurs contraintes qui résident principalement dans la sensibilité des organes du cacaoyer aux piqûres et dans leur faible capacité de conservation une fois coupés. La méthode développée contourne cette difficulté car les phases de ponte et de développement embryonnaire se déroulent sur des cabosses laissées dans les cacaoyers. Cette technique implique la présence à proximité du laboratoire de plants de cacaoyer suffisamment nombreux et productifs pour fournir à l'élevage des sites de ponte et une ressource alimentaire abondante toute l'année. Elle est donc réservée aux pays des régions tropicales. Notons que parmi ces pays, le Nigeria a déjà adopté notre méthode avec succès et un élevage de *S. singularis* fonctionne depuis quelques mois au Cocoa Research Institute of Nigeria (CRIN) (Anikwe, communication personnelle). Au Cameroun, nous tentons actuellement d'adapter la méthode à l'espèce voisine *Distantiella theobroma*.

Le calcul des tables de vie a montré que *S. singularis* est une espèce à croissance lente, ce qui pourrait expliquer le fait que les populations du ravageur sont généralement peu nombreuses dans la nature. En outre, l'analyse des paramètres démographiques de la population d'élevage a révélé que (i) les capacités de survie et la fécondité des femelles ont été sous-estimées par le passé, du fait probablement de techniques d'élevage inappropriées ; (ii) la fécondité est extrêmement variable et joue un rôle prépondérant dans la capacité de développement de la population d'élevage, la survie et la durée de développement des larves ayant un impact plus limité ; et (iii) les variations des paramètres de reproduction (survie des femelles et fécondité) de la population d'élevage concordent avec celles des populations naturelles. Ces résultats laissent à penser que les variations des paramètres de reproduction pourraient expliquer une part importante de la dynamique des populations naturelles de *S. singularis* en plantation. Toutefois, dans notre étude, les larves ont été élevées dans des conditions optimales, à l'abri notamment de leurs ennemis naturels, et il est probable que les taux de survie que nous avons obtenus ne reflètent pas les capacités réelles de survie des larves dans la nature. Une nouvelle étude est donc à entreprendre pour déterminer le rôle de la survie des larves dans la dynamique des populations naturelles.

Nos résultats ont montré que la fécondité est plus élevée lorsque les femelles sont élevées pendant la période de croissance des cabosses sur l'arbre. Les cabosses en cours de croissance pourraient fournir aux femelles une alimentation plus riche en azote et par conséquent favoriser la production d'œufs, comme cela a été observé chez d'autres espèces d'insectes. En revanche, une température trop élevée semble limiter les capacités de reproduction des femelles.

L'ensemble de ces résultats nous permet donc de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans les variations saisonnières de *S. singularis*. Ainsi, la croissance des populations naturelles observée entre mai et août s'expliquerait en partie par l'amélioration des capacités reproductives des femelles qui trouveraient sur les cabosses en cours de croissance une ressource alimentaire plus propice à la reproduction. En revanche, la maturation des cabosses et l'augmentation des températures pourraient limiter la survie et la fécondité des femelles et ainsi contribuer à la chute des populations naturelles observée entre octobre et décembre.

Nous avons limité notre étude à l'action de deux groupes de facteurs agro-écologiques : la phénologie des cacaoyers et les conditions microclimatiques de la frondaison des cacaoyers. Mais il est évident que dans la nature, les populations de mirides sont influencées par un large éventail de facteurs liés à l'environnement de culture du cacaoyer et à l'intervention humaine. Ces facteurs agissent sur les capacités de développement des populations et par conséquent sur leur densité dans les plantations. Dans le chapitre suivant, nous présentons une étude visant à décrire les conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer dans la région Centre du Cameroun et à déterminer quels facteurs agro-écologiques influencent les populations de *S. singularis*.

Chapitre III

Influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les densités de populations de *Sahlbergella singularis*

Chapitre III : Influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les densités de populations de *Sahlbergella singularis*

1. Introduction

Les populations d'insectes ravageurs sont fortement influencées par les conditions de culture de leurs plantes hôtes. Certains facteurs du milieu agissent de manière directe : le climat, notamment la température et l'humidité relative, a un impact direct sur l'activité de l'insecte, sa survie et son développement (Hodges *et al.*, 2003 ; Premachandra *et al.*, 2004 ; Simelane, 2007). Certaines pratiques culturales comme les traitements insecticides, les récoltes et les tailles sanitaires et le recours aux variétés résistantes visent à limiter l'incidence des insectes ravageurs (Palevsky *et al.*, 2005 ; Mcguire et Johnson, 2006). Les traitements insecticides ont parfois l'effet inverse en détruisant les ennemis naturels des ravageurs (Kenne *et al.*, 2003). En outre, de nombreux facteurs agro-écologiques agissent de manière indirecte par le biais de la plante hôte : le climat, le sol et les pratiques culturales, en influant sur l'état physiologique de la plante cultivée, ont un impact sur la disponibilité et la qualité de la ressource alimentaire de l'insecte (Wheeler, 2001 ; Awmack et Leather, 2002 ; Palevsky *et al.*, 2005 ; van Asch et Visser, 2007). Par exemple, l'apport d'engrais azotés stimule la croissance des populations de certains insectes piqueurs-suceurs par le biais d'une alimentation plus riche en acides aminés (Awmack et Leather, 2002). Certaines plantes associées à la culture entrent en compétition avec la plante hôte du ravageur ou au contraire créent des conditions favorables à son développement. Les associations végétales ont ainsi un impact indirect sur les populations d'insectes ravageurs (Levesque *et al.*, 2002 ; Mahroof *et al.*, 2002). En outre, certaines plantes associées limitent les attaques de ravageurs en détournant les insectes de la culture principale (Varón *et al.*, 2007) ou en hébergeant leurs ennemis naturels (Philpott et Armbrrecht, 2006).

Au Cameroun, le cacaoyer est traditionnellement cultivé au sein de systèmes agroforestiers complexes et diversifiés (Sonwa *et al.*, 2007 ; Laird *et al.*, 2007). La faiblesse de l'encadrement technique accordé aux planteurs et les mauvaises conditions économiques qu'ils rencontrent engendrent une variabilité importante des pratiques culturales (Jagoret *et al.*, 2006). Ainsi, dans de tels systèmes, les facteurs influant sur les populations de ravageurs sont nombreux et variables. De plus, ils interagissent de telle manière qu'il est difficile d'évaluer leur impact propre. A notre connaissance, il n'existe pas d'étude ayant tenté d'évaluer l'influence d'une gamme complète de facteurs agro-écologiques sur les

densités de populations de *S. singularis* au Cameroun. Ce type d'étude est pourtant un préalable incontournable à l'amélioration de la lutte contre les mirides du cacaoyer. Les connaissances acquises sont en effet nécessaires à la modélisation de la dynamique des populations du ravageur en plantations, dont l'objectif final est la formulation de recommandations de lutte intégrée adaptées au mieux aux conditions de culture du cacaoyer.

Par conséquent, l'objectif principal de notre étude est d'évaluer l'influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les niveaux de populations de *S. singularis*. Dans cette optique, nous avons mesuré de nombreux facteurs agro-écologiques dans des parcelles paysannes conduites de manière habituelle par les planteurs. Parallèlement, nous avons évalué les densités de populations de *S. singularis* dans ces parcelles. Enfin, par le biais d'une typologie des facteurs agro-écologiques, nous avons montré les relations entre les conditions de culture du cacaoyer et les densités de populations de mirides.

2. Matériel et méthode

2.1. Description du réseau d'expérimentation

2.1.1. Choix des sites d'étude

Cette étude est basée sur le suivi de parcelles d'observation délimitées dans des plantations paysannes. Au Cameroun, le cacao est principalement produit au sein de deux grands bassins de production : le bassin du Sud-ouest et le bassin du Centre-Sud (Petithuguenin, 1993). Ce dernier regroupe les régions Centre et Sud du Cameroun, ainsi que le département de la Sanaga Maritime de la région Littoral. Nous avons choisi de mener notre étude dans ce bassin de production, plus précisément dans la région Centre du Cameroun, où les conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sont extrêmement diverses. Quatre sites d'étude ont été sélectionnés (figure 3.1) dans l'optique de couvrir au maximum cette diversité (d'après Santoir et Bopda [1991] et Jagoret *et al.* [2006]) :

- Le site de Talba est situé le plus au nord, sur une zone de transition où les paysages forestiers domestiqués des collines côtoient la savane herbacée ou arbustive de la plaine du fleuve Sanaga. Les plantations sont relativement jeunes et bien entretenues par une main-d'œuvre jeune et abondante, provenant d'un fort mouvement migratoire.

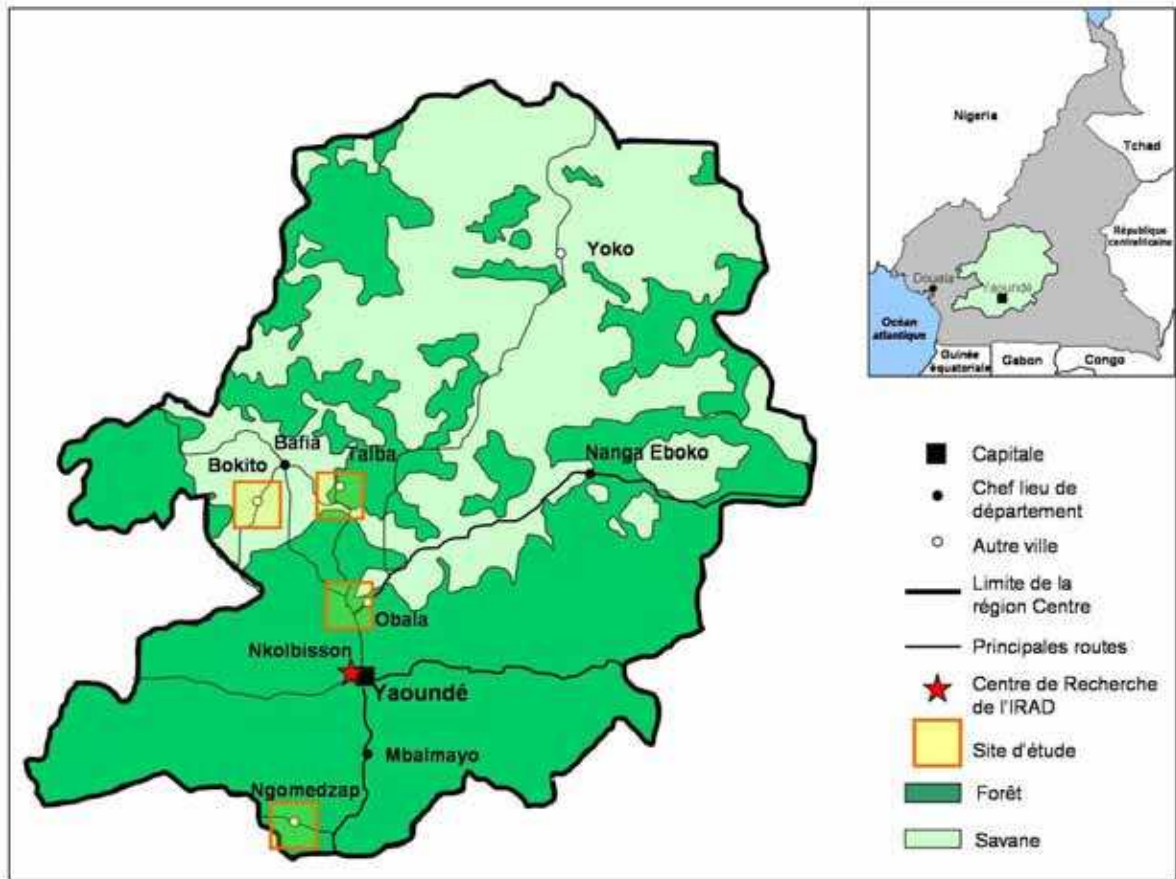


Figure 3.1 : Localisation géographique des sites d'étude dans la région Centre du Cameroun (fond de carte d'après Anon, 1983).

- Le site de Bokito est localisé à l'ouest de la région Centre. Il présente une végétation de type savane arbustive et savane herbacée avec des forêts-galeries. Le relief est composé de petites collines, de plateaux légèrement ondulés et de plaines. La cacaoculture de cette zone présente deux faciès bien différents : les cacaoyères généralement implantées au niveau des galeries forestières sont associées à de jeunes plantations en savane, accompagnées de cultures vivrières et fruitières.
- Le site d'Obala est localisé à quelques kilomètres au nord de Yaoundé. Sa végétation est fortement anthropisée : paysages forestiers et cultures arbustives. Le relief est très varié : collines fortement ondulées, plateaux et plaines avec de larges bas-fonds. Il s'agit d'une zone de production stabilisée où les plantations adultes sont en pleine production. L'entretien et les traitements phytosanitaires des parcelles sont réguliers. La pression démographique de cette région impose des pratiques culturelles plus intensives et une diversification des cultures.

- Le site de Ngomedzap est localisé à l'extrême sud de la région Centre. Il présente une végétation de type forêt mixte dégradée associée à des îlots de forêt dense. Le relief présente de nombreuses collines pouvant dépasser 900 mètres. Le vieillissement du verger et le manque de main-d'œuvre font de la cacaoculture de cette zone une culture généralement extensive, avec un entretien minimal des parcelles. La production y est en déclin.

2.1.2. Choix des parcelles expérimentales et des observateurs

Dans chacun des 4 sites d'étude, des plantations ont été sélectionnées avec l'aide des ingénieurs du Ministère de l'Agriculture camerounais et des organisations de planteurs de cacao. Notre choix s'est porté sur les plantations représentant au mieux les conditions habituelles de culture du cacao dans chaque site d'étude. Trente-six plantations au total ont ainsi été identifiées dans 9 villages différents, à raison de 4 plantations par village et 2 à 3 villages par site d'étude. Le tableau 3.1 présente les codes des parcelles employés pour la suite de l'étude, ainsi que les coordonnées géographiques et l'altitude de chaque parcelle. Dans ce tableau, les sites d'étude sont classés selon leur position géographique, du nord au sud. Au sein des sites, les parcelles sont classées par village puis par ordre alphabétique des codes. Ce classement sera respecté pour l'ensemble de l'étude.

La figure 3.2. représente la position géographique des différentes parcelles pour chaque site. Le dispositif expérimental est constitué de parcelles de 30 arbres disposés en bloc contigu. Les arbres sont marqués à l'aide de pancartes numérotées. Trente-six parcelles ont ainsi été délimitées, dans les 36 plantations sélectionnées du réseau.

Compte-tenu de l'étendue du réseau d'expérimentation, certaines observations ont été menées par des observateurs recrutés localement. Pour chaque village, un binôme d'observateurs a été sélectionné avec l'aide des organisations de planteurs. Ces observateurs ont été formés à l'identification des principaux insectes ravageurs et maladies du cacaoyer et aux techniques d'observation. Des fiches explicatives ont été rédigées à cet effet. Des fiches d'observation leur ont été distribuées ainsi que des cahiers de suivi des activités du planteur. Le tableau présenté en annexe I répertorie les localités et les principaux acteurs impliqués dans le projet.

Tableau 3.1 : Parcelles sélectionnées et leurs coordonnées géographiques et altitude.

Site	Village	Code parcelle	Données géographiques (GPS)		
			Latitude (Nord)	Longitude (Est)	Altitude (m)
Talba	Iyambouni	Tal-IyaBJ	04°36'35''	11°26'50''	400
		Tal-IyaEL	04°37'36''	11°26'44''	450
		Tal-IyaMM	04°37'23''	11°26'22''	450
		Tal-IyaNL	04°37'38''	11°26'44''	450
	Talba	Tal-TalAJ	04°36'28''	11°27'05''	450
		Tal-TalBC	04°37'11''	11°28'52''	500
		Tal-TalNF	04°36'35''	11°28'45''	500
		Tal-TalSF	04°35'10''	11°27'53''	450
Bokito	Bakoa	Bok-BakBG	04°34'29''	11°10'45''	450
		Bok-BakNR	04°34'24''	11°10'40''	500
		Bok-BakOA	04°34'21''	11°10'13''	500
		Bok-BakOC	04°34'09''	11°10'02''	500
	Kédia	Bok-KedBJ	04°29'37''	11°05'08''	450
		Bok-KedBV	04°29'24''	11°04'42''	450
		Bok-KedER	04°30'08''	11°05'11''	450
		Bok-KedOE	04°30'01''	11°04'47''	450
Obala	Etong-Bidzoé	Oba-EtoEJ	04°05'56''	11°26'40''	600
		Oba-EtoNF	04°06'26''	11°26'11''	600
		Oba-EtoNS	04°06'19''	11°26'11''	600
		Oba-EtoZR	04°06'06''	11°25'57''	600
	Lengom	Oba-LenNC	04°06'14''	11°28'49''	600
		Oba-LenNJ	04°06'19''	11°28'40''	600
		Oba-LenNM	04°06'18''	11°28'51''	650
		Oba-LenTE	04°06'14''	11°28'52''	650
	Nkolobang	Oba-NkoAC	04°09'04''	11°22'59''	550
		Oba-NkoMD	04°08'52''	11°22'37''	550
		Oba-NkoMH	04°08'58''	11°23'02''	550
		Oba-NkoOH	04°09'14''	11°23'01''	600
Ngomedzap	Abodomveg	Ngo-AboEC	03°15'53''	11°14'30''	700
		Ngo-AboES	03°16'09''	11°13'18''	750
		Ngo-AboFF	03°15'55''	11°14'43''	700
		Ngo-AboOM	03°16'10''	11°13'21''	700
	Nomnam	Ngo-NomAP	03°15'15''	11°09'15''	700
		Ngo-NomAT	03°15'03''	11°09'31''	700
		Ngo-NomBA	03°14'51''	11°10'24''	750
		Ngo-NomEJ	03°14'55''	11°10'22''	750

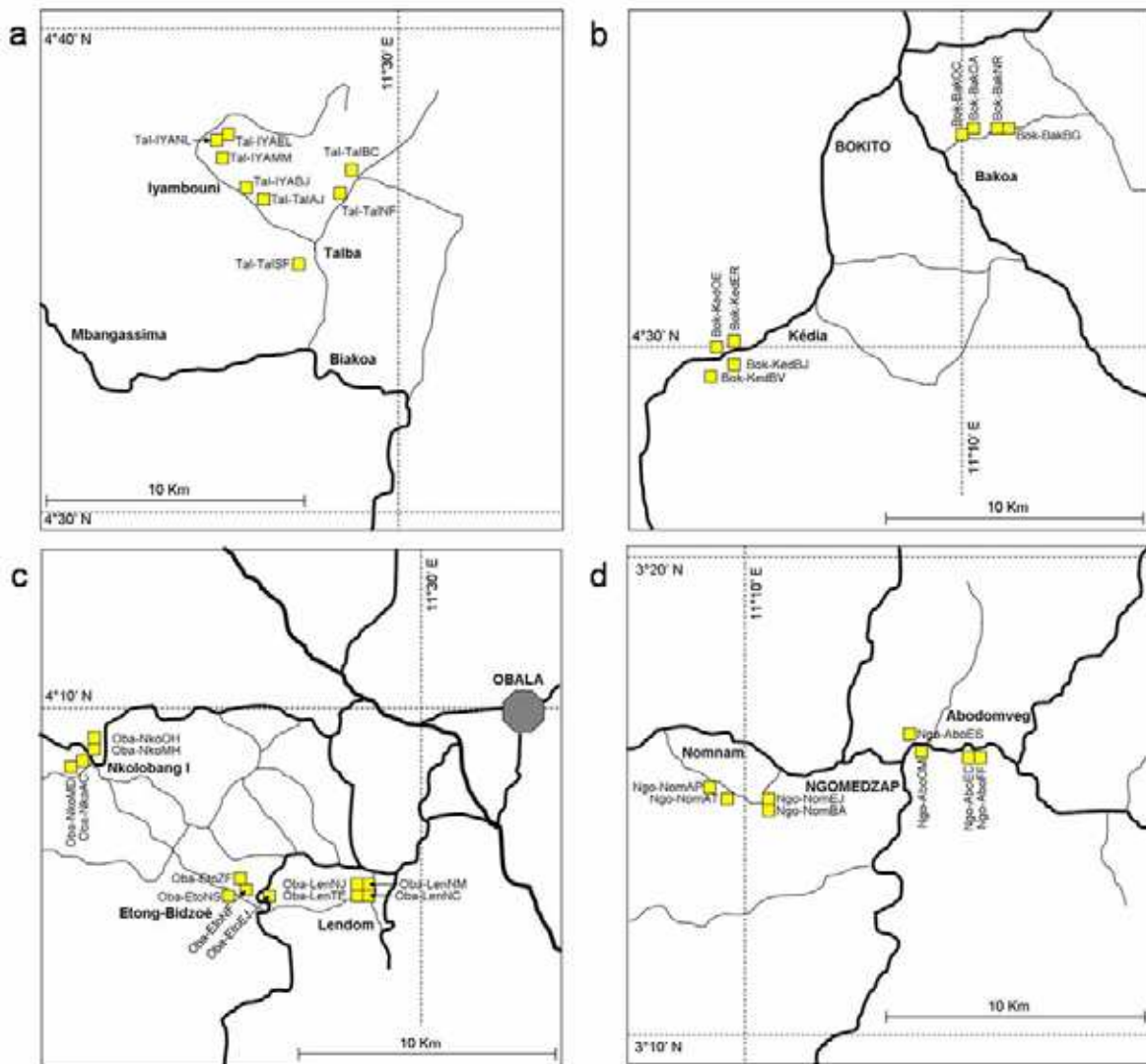


Figure 3.2 : Localisation des parcelles sur les sites d'étude, Talba (a), Bokito (b), Obala (c) et Ngomedzap (d).

2.2. Méthodes

2.2.1. Description des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer

2.2.1.1. Conditions climatiques

Les conditions climatiques ont été relevées quotidiennement de juin 2003 à mars 2005, dans chacun des 9 villages du réseau d'expérimentation. Les pluviomètres ont été installés à l'air libre et les thermomètres ont été fixés à l'ombre, à environ 1,60 m à 1,80 m du sol, généralement dans la cour de la maison de l'un des observateurs du village.

2.2.1.2. Caractérisation des sols

Dix échantillons de sol par parcelle ont été prélevés à l'aide d'une tarière à une profondeur comprise entre 0 et 20 cm. C'est en effet dans cet horizon de surface que se développent la plupart des racines du cacaoyer (Toxopeus, 1985a). Les prélèvements ont été réalisés de manière homogène dans chaque parcelle, la surface du sol ayant été préalablement débarrassée de sa litière. Les analyses physiques et chimiques du sol ont été réalisées au Laboratoire d'Analyse des sols de l'IRAD de Nkolbisson.

2.2.1.3. Pratiques culturales

L'origine génétique des cacaoyers a été déterminée par l'observation de la forme et de la couleur des cabosses (figure 3.3). Deux grands groupes variétaux ont été différenciés : (i) les cacaoyers Amelonado, ou « cacao allemand », sont en principe les descendants des premiers arbres introduits par les allemands au Cameroun à la fin du 19^{ème} siècle ; (ii) les cacaoyers hybrides sont issus des programmes de sélection de la recherche camerounaise et distribués par la Société de Développement du Cacao (SODECAO) dans les années soixante et soixante-dix.

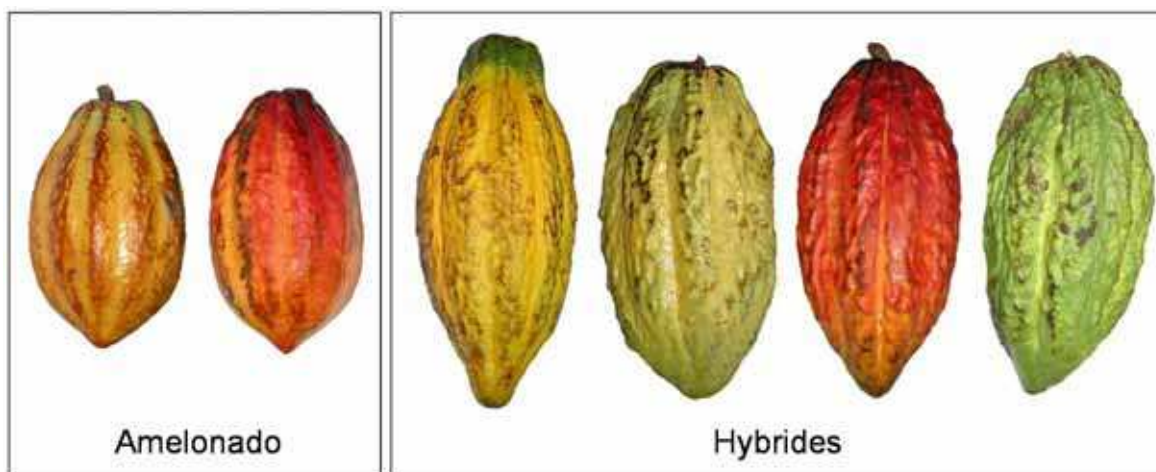


Figure 3.3 : Groupes variétaux de cacaoyers définis suivant la morphologie des cabosses.

Les densités de plantation des cacaoyers ont été évaluées sur le terrain de la manière suivante : chaque cacaoyer marqué était placé au centre d'un carré de 10 mètres de côté, matérialisé à l'aide de cordes. Les cacaoyers présents dans ce carré de 100 m² étaient dénombrés et une densité moyenne à l'hectare était calculée pour chaque parcelle d'observation.

L'ombrage des parcelles d'observation a été caractérisé en suivant deux méthodes distinctes : (i) les arbres surplombant les cacaoyers marqués ont été dénombrés et classés en deux grands groupes : arbres fruitiers et arbres forestiers ; (ii) une notation de l'ombrage a été effectuée par un observateur en 5 à 10 points de la parcelle. Cette notation évaluait l'ouverture de la canopée à la verticale du point d'observation. Deux notes étaient attribuées : une note pour évaluer l'ouverture de la canopée « haute » et une note pour évaluer l'ouverture de la canopée « basse ». La canopée était considérée comme haute si elle dominait les cacaoyers de plus de 10 mètres. Elle était considérée comme basse si elle surplombait les cacaoyers de quelques mètres au plus. Les notes étaient attribuées selon une échelle de notation allant de 0 pour « absence de canopée d'ombrage » à 4 pour « canopée d'ombrage totalement fermée ». Par la suite, dans le but d'alléger la formulation des variables, nous emploierons la dénomination « ombrage haut » et « ombrage bas ».

Les données relatives à l'entretien des plantations (désherbage, taille, égourmandage,...), ainsi qu'aux traitements phytosanitaires (nom commercial, matière active, dose utilisée, mode et date d'application) ont été collectées par les observateurs auprès des planteurs à intervalles de temps réguliers pendant les deux années d'observation.

2.2.1.4. Caractéristiques de développement et de production des cacaoyers

La date de création des plantations a été déterminée en interrogeant les planteurs. Les parcelles âgées présentaient généralement une minorité de cacaoyers plus jeunes, plantés pour remplacer les arbres morts. Toutefois, nous n'avons pas tenu compte de ces jeunes plants et avons calculé l'âge des parcelles à partir des dates de création fournies par les planteurs.

L'architecture des cacaoyers a été décrite sur la base du nombre de tiges (troncs), de la hauteur de la couronne, et du nombre de branches de la couronne. Une typologie de l'architecture des cacaoyers a ainsi été réalisée (tableau 3.2 et figure 3.4).

La section des cacaoyers a été évaluée par la mesure de la circonférence des tiges à 50 cm du sol, à l'aide d'un mètre ruban. Pour les cacaoyers présentant plusieurs tiges, la valeur attribuée était la somme des sections des tiges.

Tableau 3.2 : Typologie de l'architecture des cacaoyers observés.

Nombre de tiges	Hauteur de couronne	Type d'arbre
1	> 150 cm	I
	< 150 cm	II
2 à 3	> 150 cm	III
	< 150 cm	IV
4 à 6	> 150 cm	V
	< 150 cm	VI

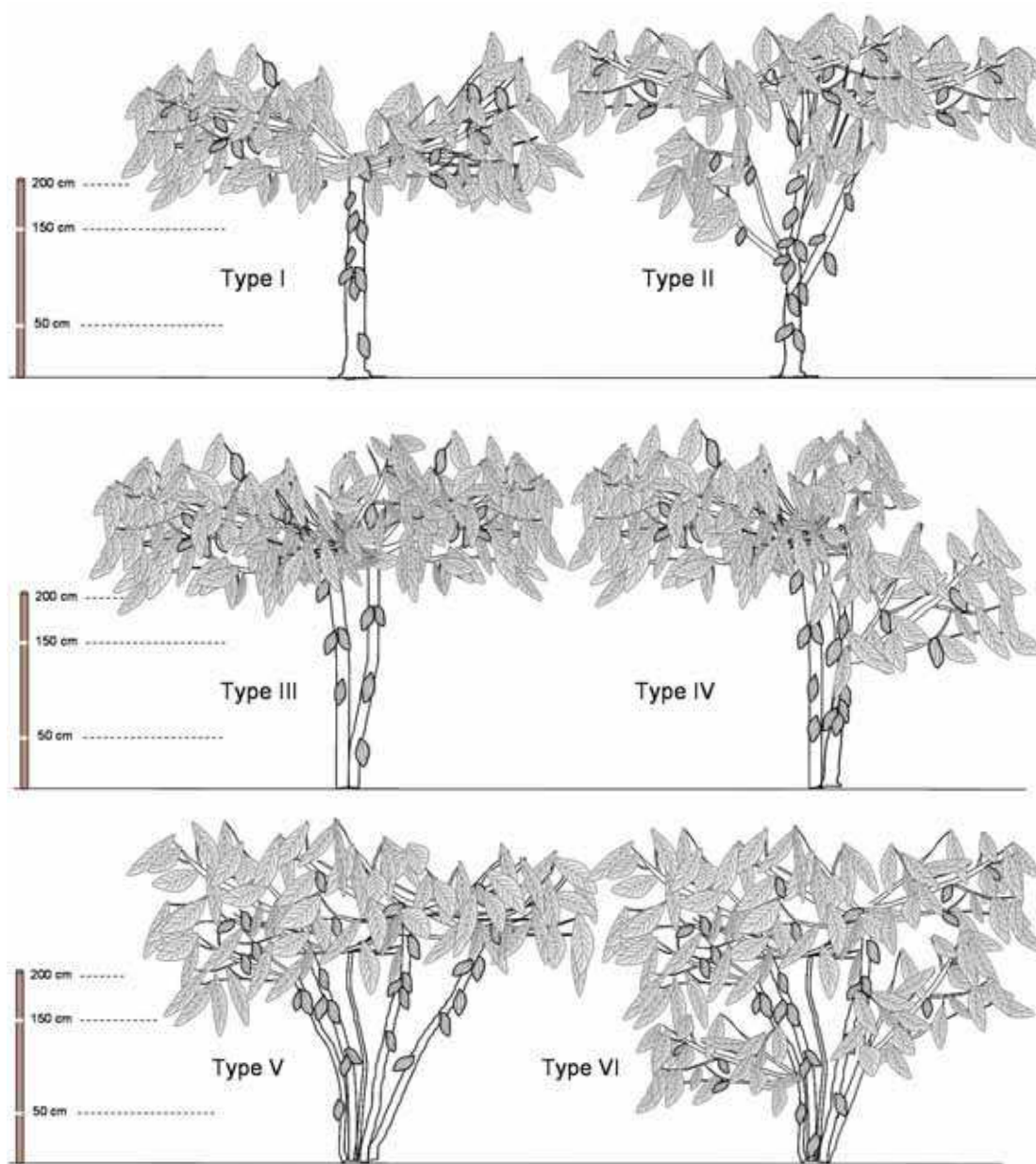


Figure 3.4: Typologie des cacaoyers et niveau d'observation.

La production des cacaoyers a été évaluée par le comptage des cabosses mûres récoltées sur l'ensemble de l'arbre. Les cabosses récoltées ont été pesées sur le terrain et un poids moyen des cabosses récoltées a été calculé pour chaque parcelle. En outre, trois cabosses mûres par cacaoyer ont été échantillonnées chaque année d'étude dans le but de mesurer précisément au laboratoire le poids du cortex après écabossage (ouverture de la cabosse). Le pourcentage moyen du poids des cabosses occupé par le cortex a ainsi été calculé pour chaque parcelle. Les cabosses atteintes de pourriture brune ont été dénombrées et éliminées des cacaoyers au fur et à mesure de leur apparition pendant les deux années d'observation.

Un taux de pourriture brune a été calculé pour chaque cacaoyer par l'équation suivante :

$$Tx_{\text{pour}} = ((Nb_{\text{pour}} + Nb_{\text{rec}})/Nb_{\text{rec}}) \times 100$$

Avec : Tx_{pour} = Taux de pourriture brune (%)

Nb_{pour} = Nombre de cabosses pourries éliminées de l'arbre

Nb_{rec} = Nombre de cabosses récoltées sur l'arbre

Un taux de pourriture brune moyen a ensuite été calculé pour chaque parcelle.

2.2.2. Evaluation des populations de mirides

Les densités de mirides ont été évaluées par un comptage à vue hebdomadaire des insectes sur le tronc et les branches des cacaoyers marqués, entre le sol et 2 m de hauteur (zone d'observation accessible par les observateurs). Ces comptages ont été effectués du 20 mai 2003 au 28 mars 2005, soit pendant 98 semaines (environ deux années successives). Ce mode d'évaluation n'a pas permis de déterminer les densités exactes des populations de mirides. Toutefois, nous l'avons choisi car il n'est pas destructif et n'altère pas le développement naturel des populations. D'autre part, cette méthode d'évaluation n'interfère pas dans les pratiques habituelles des planteurs.

2.2.3. Variables mesurées

Le tableau 3.3 présente l'ensemble des facteurs agro-écologiques évalués, les codes des variables utilisés pour les identifier, ainsi que l'unité de mesure dans laquelle ces variables s'expriment. Compte-tenu des connaissances acquises sur les variations saisonnières de *Sahlbergella singularis* au Cameroun (voir chapitre I), nous avons scindé la période

d'observation en deux années de 49 semaines. La première année d'observation a débuté le 20 mai 2003 (21^{ème} semaine de 2003) et s'est achevée le 20 avril 2004 (17^{ème} semaine de 2004). La deuxième année d'observation a débuté le 27 avril 2004 (18^{ème} semaine de 2004) et a pris fin le 28 mars 2005 (14^{ème} semaine de 2005). Toutes les variables constituées de données répétées dans le temps ont été scindées en deux années d'observation selon la même méthode.

Pour le climat, deux variables ont été retenues : la pluviométrie totale par année d'observation, exprimée en mm, et le nombre de jours de pluie par année d'observation. Pour le sol, 13 variables ont été retenues : le pH ; la teneur en argile, en sable (grossier + fin) et en limon, exprimées en pourcentage de matière sèche, décrivent la texture du sol ; la teneur en matière organique est évaluée par le taux de carbone (C) et d'azote (N), exprimés en pourcentage de matière sèche, et le rapport C/N ; les nutriments évalués sont le calcium (Ca^{++}), le magnésium (Mg^{++}) et le potassium (K^{+}), dont la teneur s'exprime en milliéquivalents par 100 grammes (mEq/100g) et le phosphore, dont la teneur s'exprime en part par million (ppm), la capacité d'échange cationique (CEC), et le taux de saturation de bases. La capacité d'échange cationique est une mesure du nombre total de sites disponibles pour l'échange de cations. Elle s'exprime en milliéquivalent par 100 grammes (mEq/100g). Le taux de saturation du sol est le rapport de la somme des bases échangeables par la capacité d'échange cationique. Il s'exprime en pourcentage.

Parmi les variables liées aux pratiques culturales des planteurs, nous avons retenu : la variété des cacaoyers exprimée en pourcentage de cacaoyers hybrides, la densité moyenne de plantation (cacaoyers/ha), le type d'ombrage exprimé en pourcentage d'arbres fruitiers, la note moyenne de l'ombrage haut et la note moyenne de l'ombrage bas, le nombre de tailles des cacaoyers par année d'observation, le nombre de désherbages de la cacaoyère par année d'observation, le nombre de traitements insecticides par année d'observation, le mode des traitements insecticides (pulvérisation ou atomisation), le nombre de traitements fongicides par année d'observation.

Les variables qui caractérisent le développement et la production des cacaoyers sont : l'âge de la plantation, le type architectural moyen et le pourcentage de cacaoyers de type I, la section moyenne (cm^2), le nombre moyen de cabosses récoltées par arbre, le poids moyen des cabosses récoltées (g), le pourcentage du poids de la cabosse occupé par le cortex, ainsi que le taux de pourriture brune (%).

Tableau 3.3 : Liste des variables étudiées.

Type de variable		Variable	Code	Unités	
Climat		Pluviométrie totale par année d'étude	Pluvan	mm	
		Nombre de jours de pluie par année d'étude	Jpluie	Jour	
Sol	Texture	Teneur en argile	Argile	% de matière sèche	
		Teneur en sable (grossier + fin)	Sable		
		Teneur en limon	Limon		
		pH	pH		
	Matière organique	Teneur en carbone	C	% de matière sèche	
		Teneur en azote	N		
		Proportion carbone/azote	C/N		
	Bases échangeables	Teneur en calcium	Ca	mEq/100g	
		Teneur en potassium	K		
		Teneur en magnésium	Mg		
		Teneur en phosphore	P		ppm
		Capacité d'échange cationique	CEC		mEq/100g
		Taux de saturation	Sat		%
		Pratiques culturales			Variétés, en pourcentage d'hybrides
Densité de plantation des cacaoyers	Dens			cacaoyers/ha	
Type d'ombrage, en pourcentage de fruitiers	Typomb			%	
Note moyenne de l'ombrage haut	Moh				
Note moyenne de l'ombrage bas	Mob				
Nombre de tailles par an	Taille				
Nombre de désherbages par an	Desherb				
Nombre de traitements insecticides par an	Insan				
Mode de traitements insecticides	Modtrait				
Nombre de traitements fongicides par an	Fongan				
Caractéristiques de développement et de production des cacaoyers		Age de création de la plantation	Age	Année	
		Type architectural	Archi		
		Pourcentage de type architectural I	Typarchi	%	
		Section	Section	cm²	
		Nombre de cabosses récoltées par arbre	Prod		
		Poids moyen des cabosses récoltées	Pdscab	g	
		Proportion du poids du cortex	%cortex	%	
		Taux de pourriture brune	Txpour	%	
Densité de mirides		Nombre de mirides par cacaoyer	Mirid		

Les données de comptage hebdomadaire des mirides ont été cumulées par année d'observation pour chacun des cacaoyers observés. Puis une moyenne par parcelle d'observation a été calculée. Ainsi, la variable mesurant la densité moyenne des mirides pour chaque parcelle et pour chaque année d'observation est la moyenne par arbre du cumul des comptages hebdomadaires de mirides.

2.2.4. Analyses statistiques

2.2.4.1. Analyse descriptive des facteurs agro-écologiques

Des graphiques (histogrammes) ont été tracés pour la plupart des facteurs agro-écologiques de manière à visualiser les tendances par site. Les histogrammes ont été réalisés à l'aide des données par parcelle, mais pour ne pas alourdir les graphiques, nous n'avons pas identifié les parcelles individuellement sur chacun d'entre eux. Toutefois, l'ordre des parcelles présenté dans le tableau 3.1 a été respecté pour l'ensemble des graphiques présentés.

2.2.4.2. Comparaison des densités de mirides

Les densités de mirides ont été comparées entre les deux années d'étude, entre les sites d'étude et entre les parcelles d'observation. Malgré la transformation logarithmique des données de comptage des mirides, ces dernières ne remplissaient pas les conditions nécessaires à l'analyse de variance. Par conséquent, les densités moyennes ont été comparées à l'aide de tests non paramétriques. Les densités moyennes des deux années d'observation ont été comparées à l'aide du test de Wilcoxon signé, utilisé pour comparer deux échantillons appariés. Les sites d'études ont été comparés à l'aide du test de Kruskal-Wallis, suivi du test de Wilcoxon pour les comparaisons par paire. Enfin, les densités moyennes par parcelle ont été comparées à l'aide du test de Kruskal-Wallis. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel SAS (version 9.1 ; SAS Institute, 1987).

2.2.4.3. Influence des conditions de culture sur les densités de mirides

Dans cette étude, nous avons mesuré de nombreux facteurs agissant potentiellement sur les densités de mirides et interagissant les uns avec les autres. Le mode d'évaluation de ces facteurs était fortement hétérogène, certains d'entre eux étant mesurés à l'aide de variables qualitatives (ex : mode de traitement insecticide) et d'autres à l'aide de variables quantitatives discrètes (ex : nombre de jours de pluie) ou continues (ex : section du cacaoyer). Par

conséquent, nous avons opté pour une méthode d'analyse basée sur la création de typologies, en nous inspirant des travaux de Savary *et al.*, 2000 et Avelino *et al.*, 2006.

La première phase de l'analyse a consisté à créer une typologie du pédoclimat, des pratiques culturales et des caractéristiques de développement et de production des parcelles observées. Dans un deuxième temps, nous avons montré le lien entre ces typologies et les densités de mirides par parcelle à l'aide d'un test d'indépendance (χ^2) sur un tableau de contingence, suivi d'une analyse factorielle de correspondance. Finalement, dans le but de hiérarchiser les facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturales ayant montré un impact sur les densités de mirides, nous avons analysé les liens entre ces variables à l'aide d'un arbre de classification.

La typologie des facteurs agro-écologiques a été réalisée de la manière suivante :

Dans notre analyse, nous avons considéré que les deux années d'observation étaient indépendantes. Nous avons par conséquent réalisé l'analyse sur 72 observations, correspondant aux données des 36 parcelles et des deux années de comptage. Les variables quantitatives ont été transformées en variables catégorielles de manière à homogénéiser et à simplifier l'information. Les densités de mirides ont été réparties en trois classes contenant le même nombre d'observations (24). Les autres variables quantitatives ont été transformées en variables catégorielles à deux modalités de telle sorte que le χ^2 obtenu par un test d'indépendance réalisé sur les classes de la variable à transformer et les classes de densités de mirides soit maximum. Cette méthode nous a permis d'éliminer certaines variables pour lesquelles la valeur du χ^2 était faible ($p < 0,10$), quelle que soit la répartition en classes testée. Les facteurs agro-écologiques ne montrant pas de lien évident avec les densités de mirides ont par conséquent été éliminés dès la première phase de l'analyse. Par la suite, une analyse de correspondance multiple (ACM) a été réalisée sur les variables catégorielles retenues, préalablement regroupées en trois catégories : (i) le pédoclimat, regroupant les variables du climat et du sol, (ii) les pratiques culturales et (iii) les caractéristiques de développement et de production des cacaoyers. Pour chaque catégorie, l'ACM nous a permis de calculer les coordonnées factorielles des 72 observations sur les 3 premiers axes, qui regroupent le maximum d'information, le poids des individus éloignés de la moyenne étant ainsi réduit pour la suite de l'analyse. Enfin, les coordonnées factorielles ont été analysées au moyen d'une classification ascendante hiérarchique, permettant de répartir les 72 observations en groupes selon leur proximité établie à l'aide des coordonnées obtenues par l'ACM. Le nombre de groupes a été fixé à 3 de manière à ce que chaque groupe présente au moins 15 observations. Par la suite, la pertinence des typologies obtenues a été vérifiée en comparant les moyennes

des variables d'origine (variables quantitatives) calculées pour chaque groupe au moyen d'analyses de variance. Les analyses de χ^2 , les analyses multivariées et les analyses de variance ont été réalisées à l'aide du logiciel XLSTAT (version 2007.6 ; Addinsoft, 2007).

L'arbre de classification a été réalisé sur les classes établies lors des analyses précédentes, selon la méthode dite de détection automatique des interactions par χ^2 , ou méthode CHAID (CHi-squared Automatic Interaction Detection) (Biggs, 1991). Ce type d'analyse, également dénommée segmentation, procède par dichotomie, en divisant un jeu d'observations en deux groupes de telle sorte que ces groupes soient les plus différents possibles au regard de la variable à expliquer. Ces groupes sont formés en rassemblant les modalités les plus proches d'une variable explicative. Dans notre cas, nous avons transformé les variables explicatives en variables catégorielles à deux modalités. Ainsi, chaque groupe correspond à une modalité de la variable explicative. L'arbre obtenu comprend un nœud initial qui contient l'ensemble des observations (72 dans notre étude). A partir de ce nœud initial, la meilleure variable de séparation est identifiée sur la base de la valeur de p obtenue à la suite d'un test de χ^2 . Elle permet la séparation des observations en deux groupes, qui donnent naissance à de nouveaux nœuds. Le même type d'analyse est réalisé sur ces nouveaux nœuds et d'autres nœuds sont créés jusqu'à ce que le nombre d'observations ne soit plus suffisant pour poursuivre l'analyse. L'intérêt de ce procédé pour notre étude réside principalement dans le fait qu'il permet de hiérarchiser les variables explicatives (facteurs agro-écologiques) pour leur influence sur la variable à expliquer (densités de mirides) et de montrer les interactions qui existent entre ces variables. L'arbre de classification a été réalisé à l'aide du logiciel XLSTAT (version 2007.6 ; Addinsoft, 2007).

3. Résultats

3.1. Description des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer

3.1.1. Conditions climatiques

Les températures journalières moyennes varient très peu au cours de l'année et d'un village à l'autre. Les principales variations climatiques observées sont liées à la pluviométrie. Le tableau 3.4 présente les précipitations et le nombre de jours de pluie pour les deux années d'étude et les précipitations pour l'année 2004 (année complète, de janvier à décembre). Les villages de Nomnam et d'Abodomveg, du site de Ngomedzap, présentent le volume de

pluie et le nombre de jours de pluie les plus importants. Les villages du site d'Obala occupent une position intermédiaire, alors que les villages situés plus au nord du réseau d'expérimentation sont les plus secs. Le nombre de jours de pluie est près de deux fois plus important sur le site de Ngomedzap que sur les sites de Talba et Bokito. En 2004, il a plu 500 à 600 mm de plus sur le site de Ngomedzap que sur les sites de Talba et Bokito.

Tableau 3.4 : Précipitations et nombre de jours de pluie pour chaque année d'observation et pluviométrie de l'année 2004 (janvier à décembre) pour chacun des neuf villages.

Site	Village	Juin 2003 à avril 2004		Mai 2004 à mars 2005		Précipitations année 2004 (mm)
		Précipitations (mm)	Nb jours de pluie	Précipitations (mm)	Nb Jours de pluie	
Talba	Iyambouni	1069	64	1100	68	1112
	Talba	1139	97	1035	93	1047
Bokito	Bakoa	1134	94	995	81	1005
	Kédia	1007	80	1172	76	1012
Obala	Etong-Bidzoé	1081	89	1243	116	1306
	Lengom	1004	88	1124	126	1157
	Nkolobang	1159	89	1361	106	1454
Ngomedzap	Abodomveg	1318	131	1252	130	1519
	Nomnam	1588	130	1328	130	1627

Les diagrammes ombrothermiques des 9 villages du réseau d'expérimentation présentés en annexes 2 et 3 montrent une variation importante de la distribution des précipitations au cours de l'année. Le climat du réseau d'expérimentation présente une à deux périodes sèches au cours de l'année, plus ou moins marquées suivant la localité et l'année considérées. Le site de Ngomedzap présente une seule période sèche de 2 à 3 mois, qui ne comporte pas de mois sans pluie. Les trois autres sites montrent une à deux périodes sèches, suivant les années. La première période sèche dure 3 à 4 mois et présente un ou plusieurs mois sans pluie. Elle est particulièrement marquée à Talba et Bokito. La deuxième période sèche ne s'étend que sur un mois et est nettement moins prononcée. L'analyse des données de pluviométrie laisse donc transparaître une variation importante du volume et de la distribution des pluies à l'échelle de la région suivant un gradient géographique nord-sud.

3.1.2. Caractérisation du sol

Les sols de la majorité des parcelles ont une texture sableuse, avec des teneurs en sable fin et grossier dépassant 50 % (figure 3.5). Les teneurs en limon et en argile sont très

variables. Le site de Bokito se distingue par des sols plus riches en sable et en limon, au détriment de l'argile, dont la teneur est nettement inférieure à celle des autres sites. Le pH est compris entre 5,5 et 6,5. Les sols sont globalement moins acides sur les sites de Talba et de Bokito. Concernant la matière organique, la majorité des parcelles présentent des teneurs en carbone comprises entre 1 % et 2 % et des teneurs en azote comprises entre 0,1 % et 0,15 %. Certaines parcelles des sites de Bokito et d'Obala se distinguent toutefois par des taux de carbone et d'azote plus élevés, compris entre 2 et 3 % et 0,2 % et 0,3 % respectivement (figure 3.5).

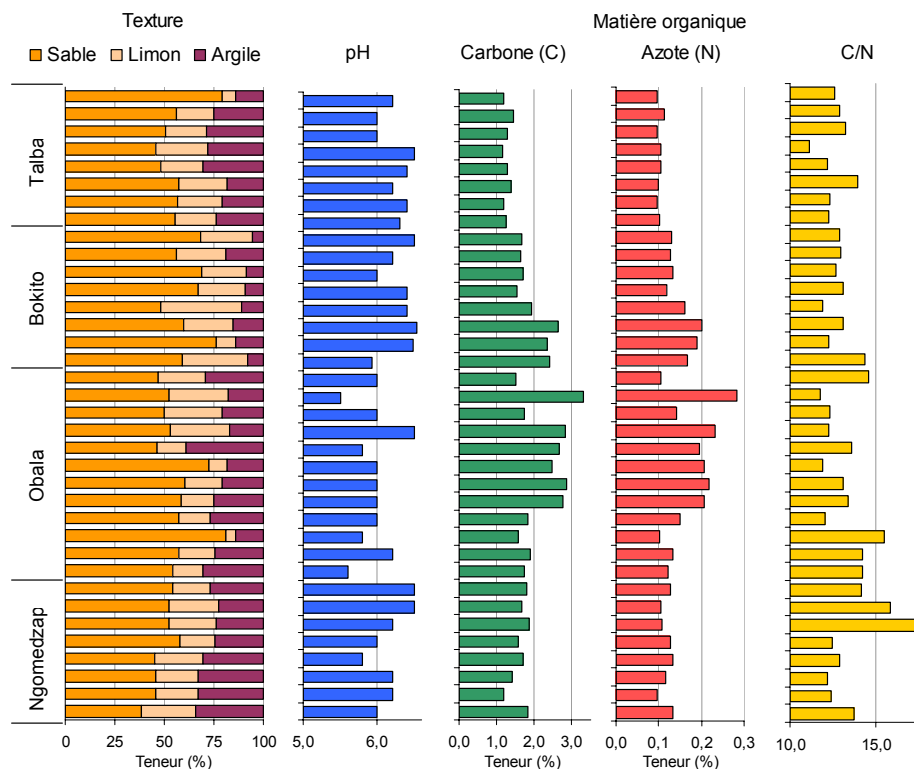


Figure 3.5 : Texture, pH et teneur en matière organique (carbone et azote) pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

La teneur en bases échangeables, calcium (Ca^{++}), potassium (K^{+}) et magnésium (Mg^{++}), est très variable à la fois entre les sites et entre les parcelles d'un même site (figure 3.6). La teneur en phosphore est en revanche plus stable à l'exception du site d'Obala, où elle présente une variabilité importante. La capacité d'échange cationique est nettement plus faible pour les parcelles du site de Bokito. Ce résultat a pour conséquence un taux de saturation globalement plus élevé pour ce site.

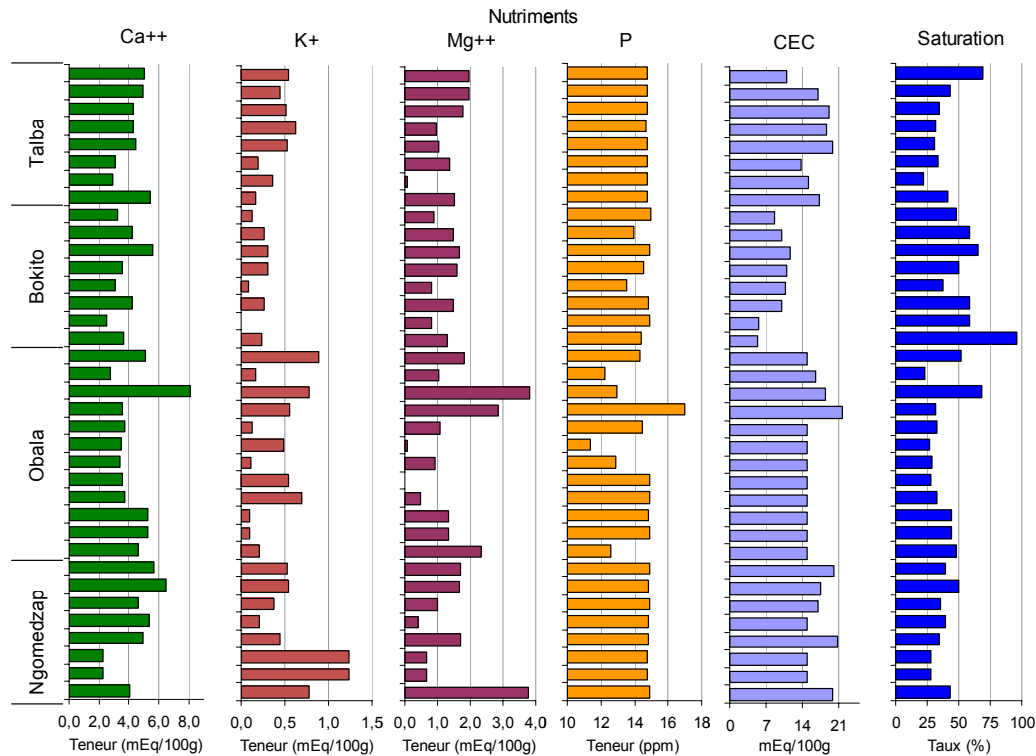


Figure 3.6 : Teneur en nutriments (bases échangeables : calcium, potassium et magnésium, et phosphore), capacité d'échange cationique (CEC) et taux de saturation pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

Le site de Bokito semble donc se distinguer par des sols à la fois plus sableux, légèrement moins acides, plus riches en matière organique, et dont la CEC est plus faible que pour la plupart des autres sites.

3.1.3. Caractérisation des pratiques culturales

3.1.3.1. Variété des cacaoyers

Les parcelles des sites de Talba et Bokito présentent une proportion de variétés hybrides de cacaoyers plus importante que les parcelles des autres sites (figure 3.7). Sur ces sites, les trois quarts des parcelles présentent des cacaoyers hybrides alors qu'elles ne représentent qu'un quart des parcelles des sites d'Obala et de Ngomedzap. La moitié des parcelles de Talba présente des pourcentages de cacaoyers hybrides compris entre 40 et 60 %. La parcelle comprenant la plus grande proportion de cacaoyers hybrides appartient au site de Bokito avec près de 90 %.

3.1.3.2. Densité de plantation

Les densités de plantation semblent globalement moins élevées pour les sites de Talba et Bokito (figure 3.7). Les sites d'Obala et de Ngomedzap se distinguent par leur forte hétérogénéité pour cette variable, car ils présentent à la fois des parcelles de densité inférieure à 1000 cacaoyers/ha et des parcelles dont la densité atteint et dépasse 2000 cacaoyers/ha.

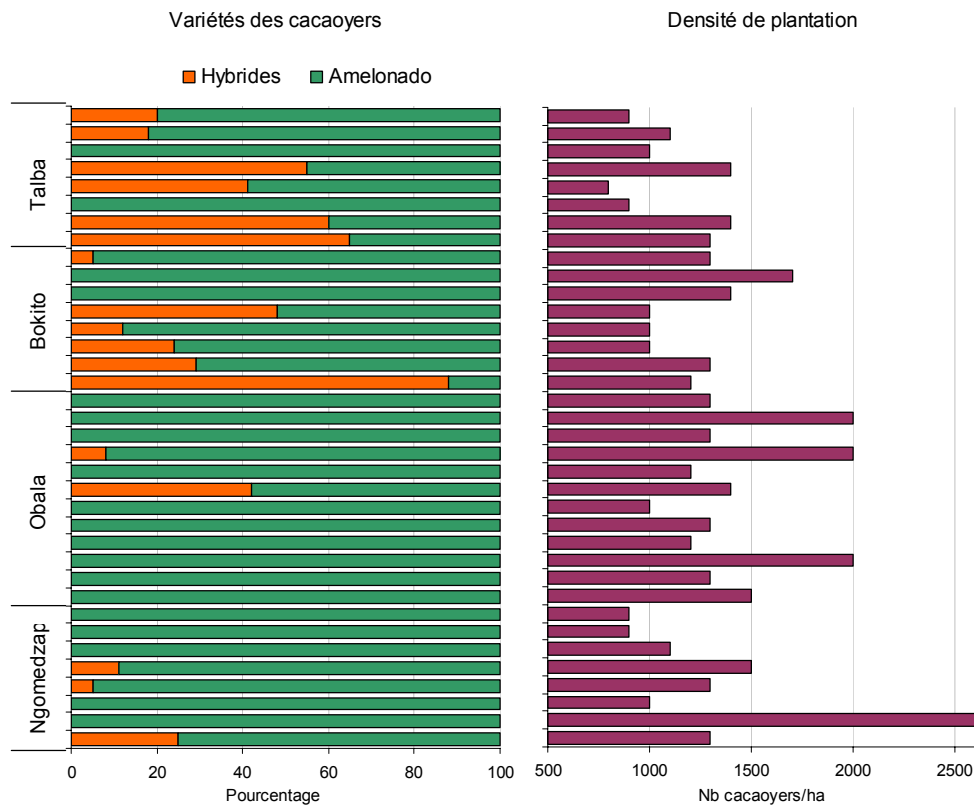


Figure 3.7 : Variétés des cacaoyers (en pourcentages) et densité moyenne de plantation pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

3.1.3.3. Ombrage

Un calcul de corrélations a montré que les notes d'ombrage bas sont fortement corrélées aux effectifs des arbres fruitiers ($r = 0,85$; $p < 0,0001$) et que les notes d'ombrage haut sont corrélées aux effectifs des arbres forestiers ($r = 0,68$; $p < 0,0001$). Par conséquent, nous attribuerons désormais la dénomination « ombrage de fruitiers » à l'ombrage bas et « ombrage forestier » à l'ombrage haut. Les codes suivants seront utilisés pour la suite des analyses : « Ombfruit » et « Ombforest ».

L'ombrage des parcelles du site de Talba est dû principalement aux arbres forestiers (figure 3.8). Les notes d'ombrage de fruitiers sont faibles voire nulles pour certaines parcelles, alors que les notes d'ombrage forestier sont élevées et relativement homogènes. A l'inverse, le site de Bokito est caractérisé par un ombrage nettement plus hétérogène : l'ombrage est composé d'un mélange relativement équilibré d'arbres fruitiers et d'arbres forestiers. Les notations sont extrêmement variables, certaines parcelles étant fortement ombragées et d'autres presque totalement dépourvues d'ombrage. Le site d'Obala présente une situation assez similaire, bien qu'il n'existe pas de parcelles totalement dépourvues d'ombrage. Enfin, le site de Ngomedzap se distingue nettement par des parcelles plus ombragées. Les arbres fruitiers sont présents, mais la plus grande partie de l'ombrage est due aux arbres forestiers, particulièrement nombreux sur ce site. Ils fournissent un ombrage relativement homogène.

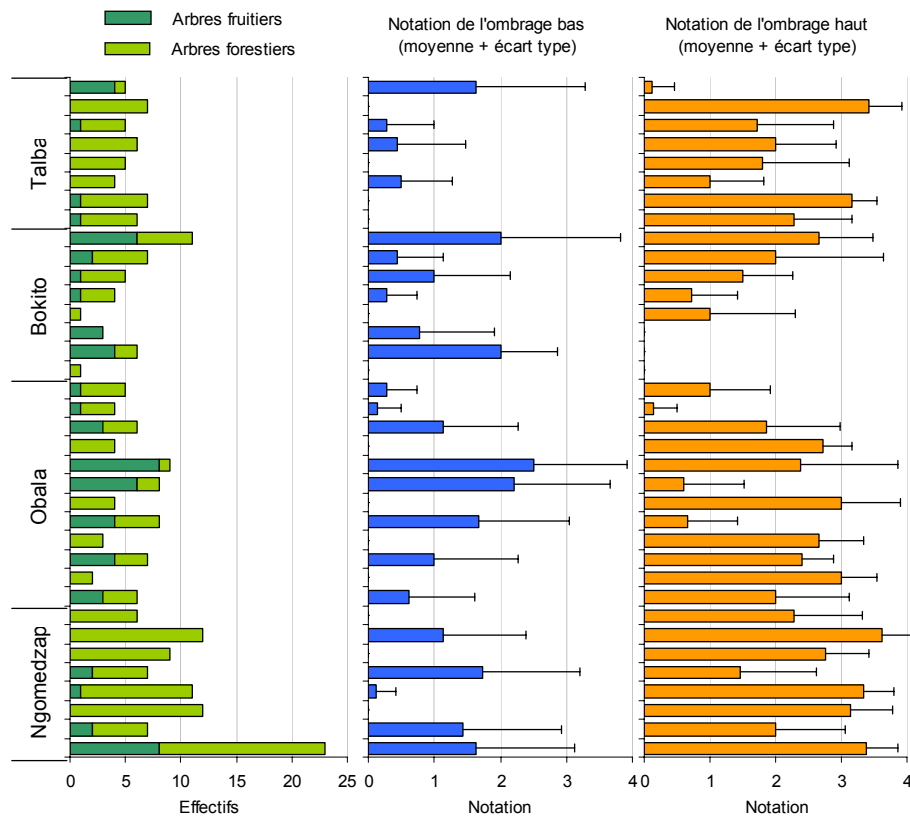


Figure 3.8 : Caractérisation de l'ombrage des parcelles, nombre d'arbres fruitiers et d'arbres forestiers, notation de l'ombrage haut (ombrage forestier) et notation de l'ombrage bas (ombrage de fruitiers) (moyenne et écart-type) (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

D'une manière générale, à l'échelle des sites, l'ombrage forestier se révèle plus homogène que l'ombrage de fruitiers. D'autre part, les écart-types calculés à partir des notations

d'ombrage révèlent qu'à l'échelle de la parcelle, l'ombrage forestier est également plus homogène que l'ombrage de fruitiers.

3.1.3.4. *Entretien général des parcelles et traitements phytosanitaires*

L'entretien général consiste principalement à tailler les cacaoyers et à défricher les plantations. L'outil le plus couramment utilisé pour effectuer ces travaux est la machette. Les herbicides n'ont jamais été employés par les planteurs pendant notre étude. Le tableau 3.5 présente le nombre moyen de tailles et de défrichages effectués par les planteurs par site et par année d'étude. Les résultats montrent que les parcelles de Talba semblent les mieux entretenues, suivies de parcelles de Bokito, d'Obala et de Ngomedzap. Un gradient nord-sud semble donc exister dans l'effort d'entretien des plantations.

Tableau 3.5 : Nombre de tailles des cacaoyers et de désherbages des plantations par site et par année d'étude.




Site	Nombre moyen de tailles par an	Nombre moyen de désherbages par an
Talba	1,13	1,81
Bokito	1,00	1,75
Obala	0,88	1,50
Ngomedzap	0,50	1,31

Le tableau 3.6 présente de manière synthétique l'information obtenue à la suite des enquêtes effectuées auprès des planteurs au sujet des traitements phytosanitaires. Cette information concerne le type de traitement (insecticide, fongicide ou mixte), la période de traitement et le mode de traitement (pulvérisation, atomisation ou thermonébulisation). Ces résultats montrent la grande variabilité des pratiques des planteurs de cacao en termes de traitements phytosanitaires. Cette variabilité est importante entre les sites, entre les parcelles d'un même site et, pour une même parcelle, entre les deux années d'étude. Globalement, l'usage des insecticides est beaucoup moins fréquent sur le site de Ngomedzap que sur les autres sites. En revanche, les fongicides sont plus fréquemment utilisés sur ce site que sur les sites de Talba et Bokito. Les traitements mixtes, associant insecticides et fongicides, sont plus fréquemment appliqués que les traitements à l'insecticide seul. Ces traitements mixtes sont presque toujours effectués par pulvérisation.

Tableau 3.6 : Organisation des traitements phytosanitaires : période, type et mode de traitement pour chaque parcelle d'étude.

	2003											2004											2005		
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Tal-IyaBJ				P		P	P	A	P	A						P	P	P		P	P				
Tal-IyaEL					P		P																		
Tal-IyaMM					P	A	P	P						P											
Tal-IyaNL			P	P		P		P	P		T			T	P	P	P		P						
Tal-TalAJ					P	P		P	P	P		T	T			P	P					P			
Tal-TalBC			P	P	P	P	P	P						P				P	P	P					
Tal-TalNF			P	P	P		P						A				P	P	P	P					
Tal-TalSF				P	P	P	P	P						P	P	P	P	P	P	P	P				
Bok-BakBG							P		P							A	P		A	P	P	P		A	
Bok-BakNR						P										A	A	P	P	P	P				
Bok-BakOA						A	P										A	P	P	P	P				
Bok-BakOC					P	A	A	A	P								P	P	P	P	P				
Bok-KedBJ		A			P	P																			
Bok-KedBV		A			P	P	P								P				P		P				
Bok-KedER			P		P	P	P	P											P	P	P				
Bok-KedOE	P		A		P	P	P	P	P										P	P	P				
Oba-EtoEJ	A	P	P	P												P		P		P					
Oba-EtoNF	A	P	P	P		P									P	P		P		P					
Oba-EtoNS	A			P														T	P	P					
Oba-EtoZR	A	P	P	P	P		P						A	P	P	P	P	T	P	P					
Oba-LenNC				P	P	P	P						A			P		P	P	P					
Oba-LenNJ		P	P	P	P	P	P	P							P	P		P	P	P					
Oba-LenNM		P	P	P	P	P	P						A			P	P	P	P	P	P				
Oba-LenTE		P	P	P	P		P	P					A			P	P	P			P				
Oba-NkoAC		P		P	P	P	P									P	P	P	P	P	P				
Oba-NkoMD		P	P	P	P	P	P	P							P	P	P	P	P	P	P	P		P	
Oba-NkoMH		P	P	P	P	P	P	P								P	P	P	P	P	P				
Oba-NkoOH		P	P	P	P	P	P	P							P	P	P	P	P	P	P	P			
Ngo-AboEC			P	P	P	P	P	P							P	P	P	P	P	P					
Ngo-AboES			P	P	P	P	P	P								P	P	P	P	P					
Ngo-AboFF			P	P	P	P	P	P									P	P	P	P					
Ngo-AboOM			P	P	P	P	P	P							P	P	P	P	P	P					
Ngo-NomAP		P	P	P	P	P		P							P		P	P	P						
Ngo-NomAT			P	P	P	P	P				A				P	P	P		P						
Ngo-NomBA		P	P	P	P	P					A				P	P	P	P	P	P					
Ngo-NomEJ		P	P	P	P	P					A			P	P	P	P	P	P	P					
Recommendations*				A	A				A	A						A	A				A	A			

Légende :

 Traitement insecticide
 Traitement fongicide
 Traitement mixte (mélange de fongicide et d'insecticide)

P Traitement par pulvérisation
 A Traitement par atomisation
 T Traitement par thermonebulisation

En gras : Traitements collectifs (brigades phytosanitaires)
 * D'après Entwistle, 1985

Les traitements insecticides par atomisation ou thermonébulisation sont généralement assurés de manière collective, dans plusieurs parcelles du village simultanément, par des agents spécialisés (brigades phytosanitaires). L'organisation de traitements collectifs semble moins fréquente sur le site de Talba où les pratiques des planteurs sont particulièrement hétérogènes.

Les produits insecticides employés dans les parcelles du réseau pendant notre étude ont été listés en annexe 4. Les matières actives employées sont nombreuses et appartiennent à diverses familles chimiques. Si la majeure partie d'entre elles sont autorisées au Cameroun, près de la moitié n'ont pas été officiellement homologuées pour la protection du cacaoyer contre les insectes et certaines d'entre elles ne sont plus autorisées depuis l'application, en 2008, de la norme européenne sur les niveaux de résidus de pesticides dans les fèves de cacao (Anon, 2005).

D'une manière générale, nos résultats montrent que les pratiques des planteurs en matière de traitements insecticides ne correspondent que rarement aux recommandations de la recherche agronomique, présentées sur la dernière ligne du tableau 3.6. En effet, l'usage des atomiseurs est peu fréquent et les traitements collectifs sont généralement menés en dehors des périodes recommandées.

3.1.4. Caractéristiques de développement et de production des cacaoyers

3.1.4.1. Age de création des parcelles

Les parcelles localisées sur les sites de Talba et Bokito sont globalement plus jeunes que celles des autres sites (figure 3.9). En effet, à l'exception de 3 parcelles du site de Bokito, elles ont été créées il y a 10 à 30 ans. En revanche, la majorité des parcelles des sites de Ngomedzap et d'Obala ont été créées il y a plus de 60 ans.

3.1.4.2. Architecture des cacaoyers

Les cacaoyers des types architecturaux I et II (1 tige) dominent nettement sur le site de Talba (figure 3.9). Les parcelles des sites de Ngomedzap et d'Obala présentent en revanche un mélange plus ou moins équilibré de cacaoyers des types I et II et de cacaoyers des types III et IV (2 à 3 tiges). Les cacaoyers des types V et VI (4 à 6 tiges) sont surtout présents, bien que toujours en minorité, sur les sites d'Obala et de Ngomedzap.

3.1.4.3. Section

La section moyenne est une mesure du développement des cacaoyers. Elle présente une grande variabilité entre les sites d'étude mais également entre les parcelles d'un même site (figure 3.9). Les cacaoyers du site de Ngomedzap sont globalement moins développés que ceux des autres sites, avec des valeurs de section oscillant entre 50 et 125 cm² environ. Le site d'Obala est particulièrement hétérogène avec des parcelles de section moyenne proche de 50 cm² et d'autres dont la section moyenne dépasse 200 cm².

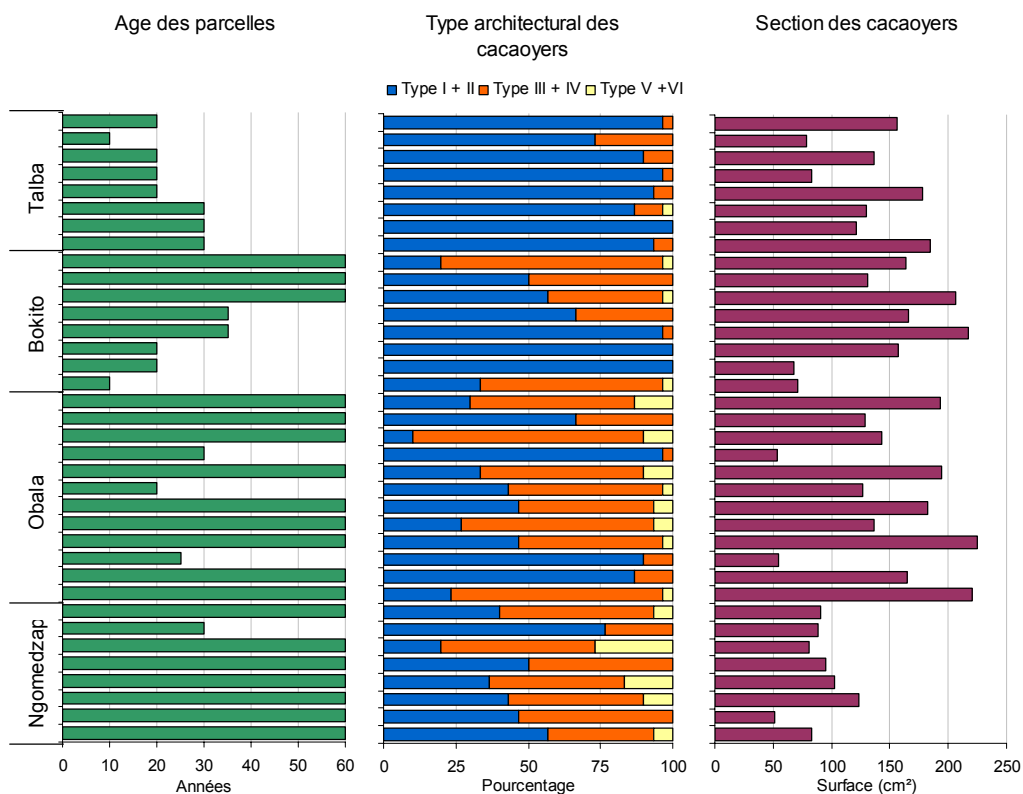


Figure 3.9 : Age des parcelles, type architectural moyen et section moyenne des cacaoyers pour chaque parcelle d'étude (les parcelles sont regroupées en sites sur l'axe vertical).

3.1.4.4. Production

La production a été globalement meilleure la première année d'observation (figure 3.10). Pour cette année, la production des parcelles présente un gradient nord-sud assez marqué, les parcelles de Talba étant globalement les plus productives suivies des parcelles de Bokito, d'Obala et enfin de Ngomedzap. Néanmoins, le site de Bokito présente trois parcelles nettement moins productives que la moyenne. La deuxième année, le site de Bokito présente en général les parcelles les plus productives, mais les sites de Talba et

Bokito sont également les plus hétérogènes. Le site de Ngomedzap présente les parcelles les moins productives.

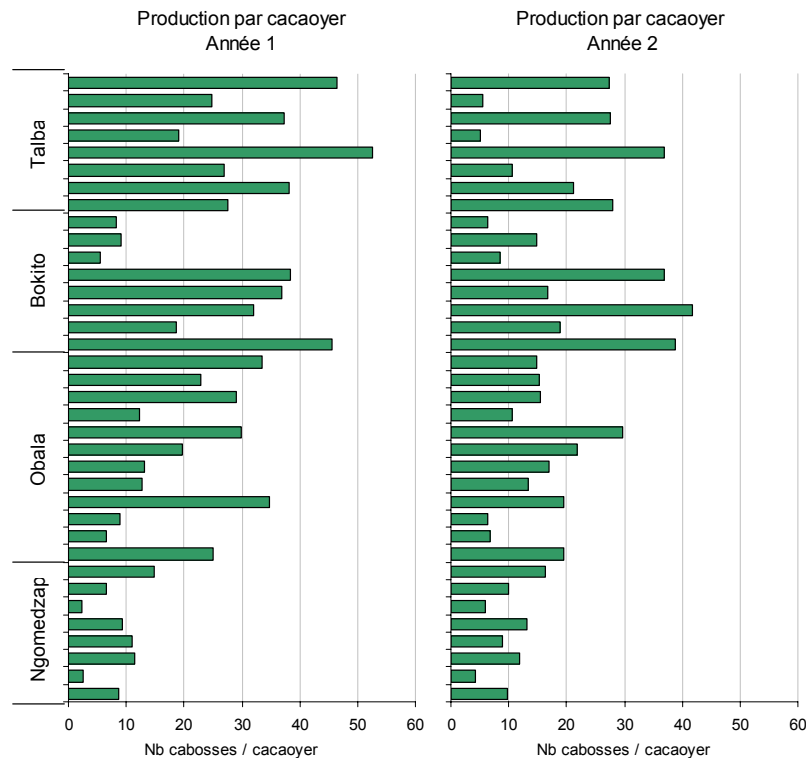


Figure 3.10 : Production en nombre de cabosses récoltées par cacaoyer pour les deux années d'observation et chaque parcelle d'étude.

Le poids moyen des cabosses connaît un gradient similaire à la production, les cabosses les plus lourdes étant produites sur les sites de Talba et Bokito (figure 3.11). La proportion du poids des cabosses occupée par le cortex est également plus importante pour les sites de Talba et Bokito.

3.1.4.5. Taux de pourriture brune

Le taux de pourriture brune est généralement faible (figure 3.12). En effet il ne dépasse 10% que pour une dizaine de parcelles seulement chaque année. La première année, le site de Ngomedzap est le plus touché, alors que la deuxième année, c'est le site de Talba qui est le plus touché avec, pour une parcelle, un taux de pourriture brune atteignant 60 %.

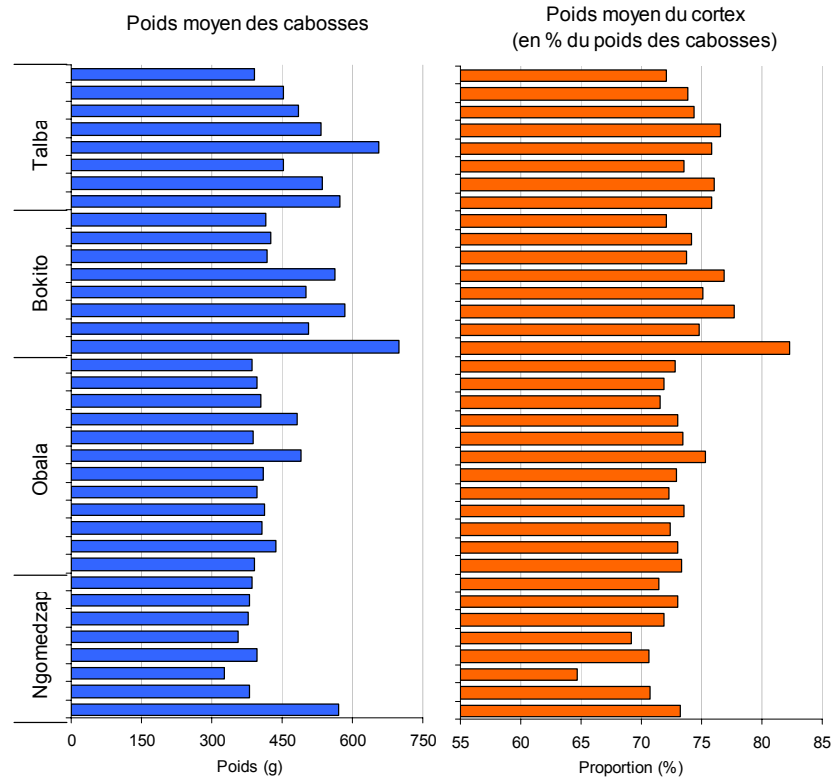


Figure 3.11 : Poids moyen des cabosses et poids moyen du cortex, exprimé en proportion du poids des cabosses pour chaque parcelle d'étude.

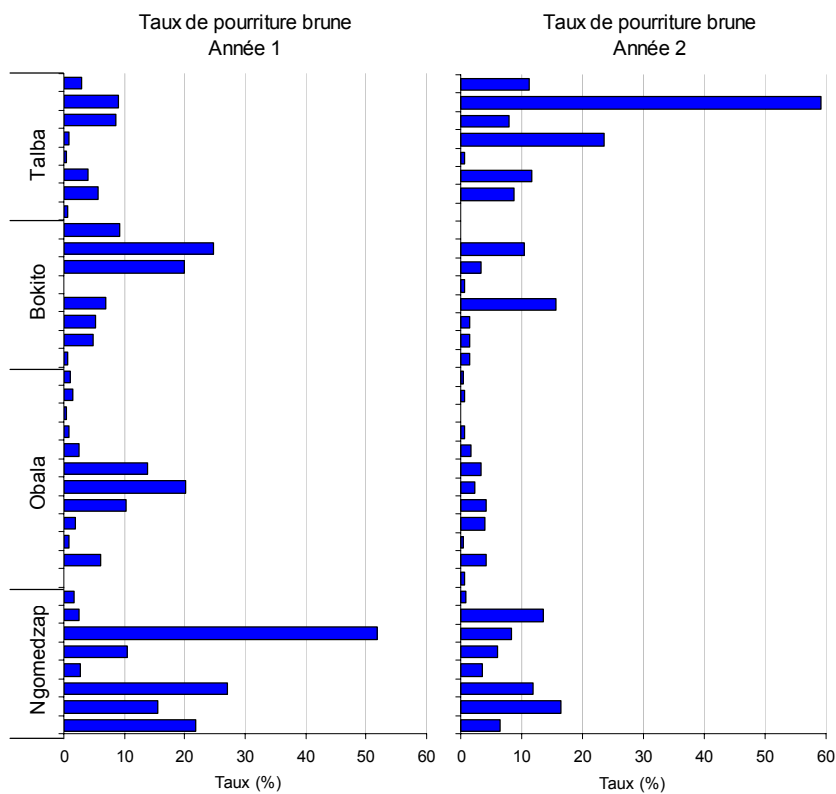


Figure 3.12 : Taux de pourriture brune pour les deux années d'observation et chaque parcelle d'étude.

3.2. Densités de mirides

3.2.1. Comparaison des années d'observation

Les deux années d'observation n'ont pas montré de différence significative, avec une moyenne générale de $0,46 \pm 3,06$ mirides/cacaoyer pour l'année 1 et $0,41 \pm 2,19$ mirides/cacaoyer pour l'année 2 (tableau 3.7).

Tableau 3.7 : Comparaison des années d'observation pour les densités moyennes de mirides.

Année	Nb cacaoyers observés (n)	Densité (miride/cacaoyer)
1	1080	$0,46 \pm 3,06$
2	1080	$0,41 \pm 2,19$
$S = 333 ; p = 0,77$		

3.2.2. Comparaison des sites

Globalement, les sites de Bokito et de Ngomedzap présentent des densités significativement supérieures aux sites d'Obala et de Talba (tableau 3.8). La première année, le site de Talba se distingue par une densité moyenne significativement inférieure à celles des autres sites. La deuxième année d'observation, c'est le site d'Obala qui se distingue, avec une densité moyenne inférieure à celles de Bokito et de Ngomedzap (tableau 3.9).

Tableau 3.8 : Comparaison des sites d'études pour les densités moyennes de mirides (deux années d'observation cumulées ; les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Site	n	Densité (miride/cacaoyer)
Bokito	240	$1,58 \pm 9,47$ a
Ngomedzap	240	$1,08 \pm 2,36$ a
Obala	360	$0,63 \pm 1,97$ b
Talba	240	$0,31 \pm 0,82$ b
$\chi^2 = 22,28, p < 0,0001, ddl = 3$		

Tableau 3.9 : Comparaison des sites d'études pour les densités moyennes de mirides par année d'observation (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Année 1				Année 2			
Site	n	Densité (miride/cacaoyer)		Site	n	Densité (miride/cacaoyer)	
Bokito	240	0,72 ± 5,72	a	Bokito	240	0,86 ± 4,28	a
Ngomedzap	240	0,62 ± 2,02	a	Ngomedzap	240	0,45 ± 1,30	a
Obala	360	0,46 ± 1,81	a	Talba	240	0,25 ± 0,76	ab
Talba	240	0,05 ± 0,34	b	Obala	360	0,17 ± 0,69	b
$\chi^2 = 28,62, p < 0,0001, ddl = 3$				$\chi^2 = 12,66, p < 0,01, ddl = 3$			

3.2.3. Comparaison des parcelles

Globalement, les densités moyennes par parcelle montrent une variabilité importante à la fois entre les sites d'étude et au sein des sites d'étude (figure 3.13). Les tests de comparaison ont montré des différences significatives marquées entre les densités moyennes par parcelle la première année ($\chi^2 = 206,88$; $p < 0,0001$; $ddl = 35$) et la deuxième année ($\chi^2 = 151,09$; $p < 0,0001$; $ddl = 35$). Les densités les plus élevées sont observées sur le site de Bokito les deux années d'étude. En outre, les écart-types sont généralement supérieurs à la moyenne, ce qui montre que les densités de mirides sont également extrêmement variables entre les cacaoyers d'une même parcelle. Les densités moyennes par parcelle obtenues la deuxième année d'observation ne sont pas corrélées avec les densités moyennes par parcelle obtenues la première année d'observation ($r = 0,16$).

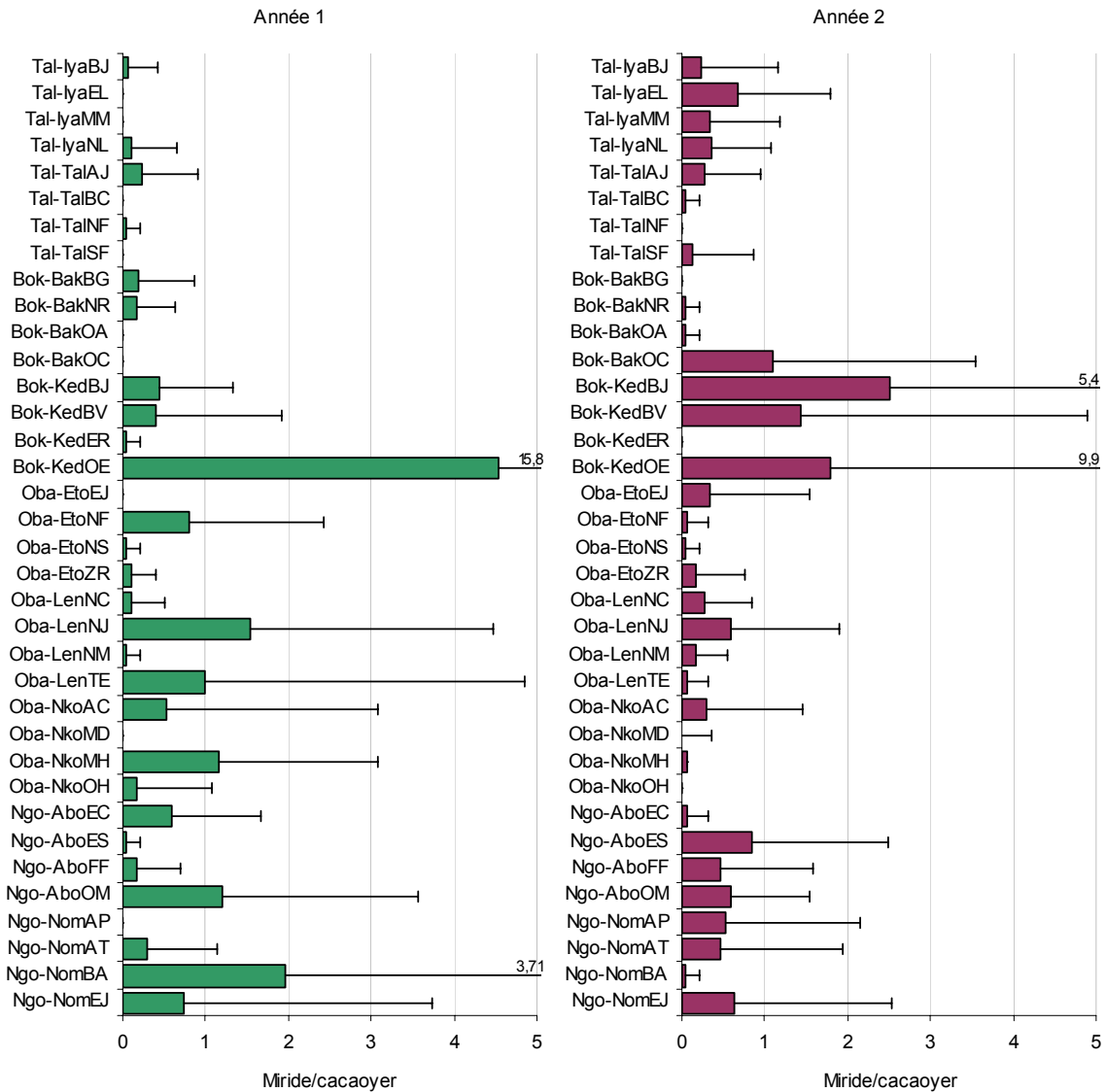


Figure 3.13 : Densités de mirides (moyenne et écart type) des 36 parcelles du réseau et pour les deux années d'observation.

3.3. Typologie des conditions agro-écologiques de culture

3.3.1. Transformation en variables catégorielles et élimination des variables n'ayant pas de lien avec les densités de mirides

Les résultats des transformations des variables des facteurs agro-écologiques en variables catégorielles sont présentés dans les tableaux 3.10 et 3.11. Les variables ayant montré un lien avec les densités de mirides (valeurs de χ^2 élevées, $p < 0,1$) et ayant été conservées pour la suite des analyses sont listées dans le tableau 3.10. Les variables n'ayant pas montré de lien avec les densités de mirides et éliminées de la suite des analyses sont présentées dans le tableau 3.11.

Tableau 3.10 : Classification des variables retenues pour la suite de l'étude sur la base des résultats de χ^2 .

Type de variable	Code variable	Unité	Classes						χ^2 (ddl=2)	p
			1	n	2	n	3	n		
Densité de mirides	Mirid		[0,00 - 0,07[24	[0,07 - 0,40[24	[0,40 - 4,53]	24		
Pédoclimat	Pluvan	mm	[995 - 1159[40	[1159 - 1588]	32			4,84	0,09
	Argile	% Mat. Sèche	[5,5 - 23,8[38	[23,8 - 38,8]	34			7,47	0,02
	Sable	% Mat. Sèche	[28,1 - 56,4[38	[56,4 - 83,2]	34			4,79	0,09
	C	% Mat. Sèche	[1,2 - 1,7[38	[1,7 - 3,3]	34			8,47	0,01
	N	% Mat. Sèche	[0,10 - 0,13[32	[0,13 - 0,28]	40			5,85	0,05
	K	mEq/100g	[0,0 - 0,5[44	[0,5 - 1,2]	28			6,08	0,05
	Mg	mEq/100g	[0,1 - 1,3[34	[1,3 - 3,8]	38			4,79	0,09
	Sat	%	[22,1 - 42,1[38	[42,1 - 98,2]	34			5,80	0,06
Pratiques culturelles	Var	%	[0 - 11[44	[11 - 88]	28			5,73	0,06
	Typomb	%	[0,0 - 9,1[28	[9,1 - 100,0]	44			5,03	0,08
	Ombforest		[0,00 - 1,50[24	[1,50 - 3,63]	48			7,13	0,03
	Insan		0 à 1	34	2 à 10	38			11,48	<0,01
Caractéristiques des cacaoyers	Sect	cm ²	[51 - 130[34	[130 - 225]	38			5,80	0,06
	Pdscab	g	[286,8 - 406,5[24	[406,5 - 722,3]	48			4,88	0,09
	Pourri	%	[0,0 - 5,2[41	[5,2 - 59,2]	31			5,89	0,05

Tableau 3. 11 : Classification des variables non retenues pour la suite de l'étude sur la base des résultats de χ^2 .

Type de variable	Variable	Unité	1	n	2	n	χ^2 (ddl=2)	p
Pédoclimat	Jpluie	jour	[64 - 106[44	[106 - 131]	28	2,92	0,23
	pH		[5,5 - 6,2[34	[6,2 - 6,5]	38	1,45	0,49
	Limon	% Mat. sèche	[5,0 - 24,5[50	[24,5 - 40,7]	22	4,06	0,13
	Ca	mEq/100g	[2,3 - 4,7[46	[4,7 - 8,1]	26	3,01	0,22
	p	ppm	[11,4 - 14,8[44	[14,8 - 17,0]	28	3,62	0,16
	CEC	mEq/100g	[5,3 - 15,1[22	[15,1 - 21,8]	50	2,49	0,29
	Dens	Cacaoyers/ha	[800 - 1300[32	[1300 - 2600]	40	3,49	0,18
	Ombfruit		[0,00 - 0,50[40	[0,50 - 2,50]	32	4,16	0,13
	Tailan		0	22	1 à 2	38	0,53	0,77
	Desan		0 à 1	26	2 à 4	34	3,50	0,17
	Typtrait		Pulvérisation seule	27	Atomisation seule ou avec pulvérisat.	26	0,23	0,89
	Fongan		0 à 4	35	5 à 9	37	1,45	0,49
	Age	année	[7 - 35[30	35 et plus	42	1,37	0,50
	Archi		[1,0 - 1,7[26	[1,7 - 3,2]	46	3,73	0,16
	%typI	%	[6,7- 56,7[42	[56,7 - 100]	30	2,40	0,30
	Prod	Cabosses/cacaoyer	[2,3 - 10,7[22	[10,7 - 23,0]	50	1,70	0,43
	%cortex	%	[59,9 - 72,6[25	[72,6 - 82,4]	47	3,38	0,19

Plusieurs variables de caractérisation du pédoclimat ont été retenues, parmi lesquelles la pluviométrie totale par année d'étude, la teneur du sol en argile, en carbone, en azote, en potassium et en magnésium et le taux de saturation du sol. Parmi les variables caractérisant les pratiques culturales, le pourcentage de cacaoyers hybrides, le type d'arbre d'ombrage, les notations d'ombrage forestier et le nombre de traitements insecticides par année d'étude ont été retenues. Concernant les caractéristiques de production et de développement des cacaoyers, la section moyenne, le poids moyen des cabosses ainsi que le taux de pourriture brune ont montré un lien avec les densités de mirides et ont été retenus pour la suite des analyses.

3.3.2. Typologie des différentes catégories de facteurs agro-écologiques

Les tableaux 3.12, 3.13 et 3.14 présentent les typologies obtenues pour les trois catégories de facteurs agro-écologiques : le pédoclimat, les pratiques culturales et les caractéristiques de croissance et de production des cacaoyers, ainsi que la contribution des variables initiales à chacun des types obtenus. Le pédoclimat de type 1 se distingue essentiellement par une teneur en argile plus faible que les autres types, alors que le pédoclimat de type 2 se distingue par des teneurs en carbone et en azote (matière organique) supérieures et une teneur en magnésium inférieure aux autres types. Le pédoclimat de type 3 présente des précipitations plus abondantes et un sol dont les teneurs en argile et en potassium sont plus élevées et la teneur en sable plus faible. Concernant les pratiques culturales, le type 1 se distingue essentiellement par un ombrage forestier plus fort. Le type 2 présente des traitements insecticides nettement plus nombreux, alors que le type 3 se distingue surtout par une proportion de cacaoyers hybrides plus importante et un ombrage forestier plus faible. Concernant les caractéristiques de développement et de production des cacaoyers observés, le type 2 se distingue par une section moyenne plus importante et le type 3 par un poids des cabosses plus faible et un taux de pourriture brune plus élevé que les autres types (tableau 3.14).

Tableau 3.12 : Typologie du pédoclimat et analyse de variance pour les différentes variables retenues (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Type de pédoclimats	Pluvan (mm)	Argile	Sable (% de matière sèche)	C	N	K (mEq/100g)	Mg (mEq/100g)	Sat (%)	n
Pédoclim1	1095 a	15,0 a	62,3 b	1,46 a	0,11 a	0,28 a	1,38 b	48,3	20
Pédoclim2	1120 a	20,0 b	58,8 b	2,44 b	0,19 b	0,27 a	0,77 a	43,3	22
Pédoclim3	1263 b	28,2 c	50,9 a	1,66 a	0,12 a	0,62 b	1,81 b	40,5	30
Globale	1173	22,0	56,5	1,84	0,14	0,42	1,37	43,5	72
Stat. F	12,9***	23,9***	7,86**	37,92***	41,36***	18,46***	13,48***	1,15 ns	

*** : $p < 0,0001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$

Tableau 3.13 : Typologie des pratiques culturelles et analyse de variance pour les différentes variables retenues (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Type de pratiques culturelles	Var (%)	Typomb	Ombforest	Insan	n
Pratcult1	10,0 a	11,0 a	2,71 c	1,43 a	35
Pratcult2	6,4 a	35,7 b	1,57 b	3,24 b	21
Pratcult3	34,8 b	46,9 b	0,49 a	1,81 a	16
Globale	14,4	26,2	1,88	2,04	72
Stat. F	11,33***	12,20***	67,32***	9,75**	

*** : $p < 0,0001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$

3.4. Relations entre les conditions agro-écologiques et les densités de mirides

Les résultats du test d'indépendance (tableau 3.15) et de l'analyse factorielle de correspondance (figure 3.14) révèlent un lien significatif entre les différentes catégories de facteurs agro-écologiques et les densités de mirides. Ainsi, les densités de mirides les plus élevées sont associées avec le pédoclimat de type 2, caractérisé surtout par des sols dont la teneur en matière organique (carbone et azote) est élevée et la teneur en magnésium faible. Concernant les pratiques culturelles, les densités de mirides les plus élevées sont associées au type 3, qui se caractérise essentiellement par une proportion de cacaoyers hybrides plus

importante et un ombrage forestier plus faible. Pour cette catégorie, les densités de mirides les plus faibles sont associées au type 2, qui se distingue par des traitements insecticides plus nombreux. Enfin, pour la catégorie décrivant les caractéristiques de développement et de production des cacaoyers, les densités de mirides élevées sont associées au type 3, qui se distingue par un poids moyen des cabosses inférieur et un taux de pourriture brune supérieur aux autres types.

Tableau 3.14 : Typologie des caractéristiques des cacaoyers et analyse de variance pour les différentes variables retenues (les valeurs suivies d'au moins une lettre identique ne diffèrent pas de manière significative au seuil de 5 %).

Type de caractéristiques des cacaoyers	Sect (cm ²)	Pdscab (g)	Pourri (%)	n
Carcacao1	132,2 a	475,2 b	5,0 a	24
Carcacao2	175,2 b	496,9 b	1,7 a	19
Carcacao3	105,9 a	409,5 a	13,5 b	29
Globale	133,0	454,5	7,5	72
Stat. F	14,88***	6,97**	9,78***	

*** : $p < 0,0001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$

Tableau 3.15 : Relation entre les densités de mirides et les différentes catégories de facteurs agro-écologiques.

Catégorie	Valeur du χ^2	ddl	p
Pédoclimat	18,28	4	<0,001
Pratiques culturales	20,78	4	<0,0001
Caractéristiques des cacaoyers	10,65	4	<0,05

3.5. Hiérarchisation des facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturales

La figure 3.15 présente l'arbre de classification des facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturales, retenus dans notre étude : le nombre de traitements insecticides par an (Insan), la notation de l'ombrage forestier (Ombforest), le type d'arbres d'ombrage exprimé en pourcentage d'arbres fruitiers (Typomb) et le type de variétés plantées exprimé en pourcentage de cacaoyers hybrides (Var).

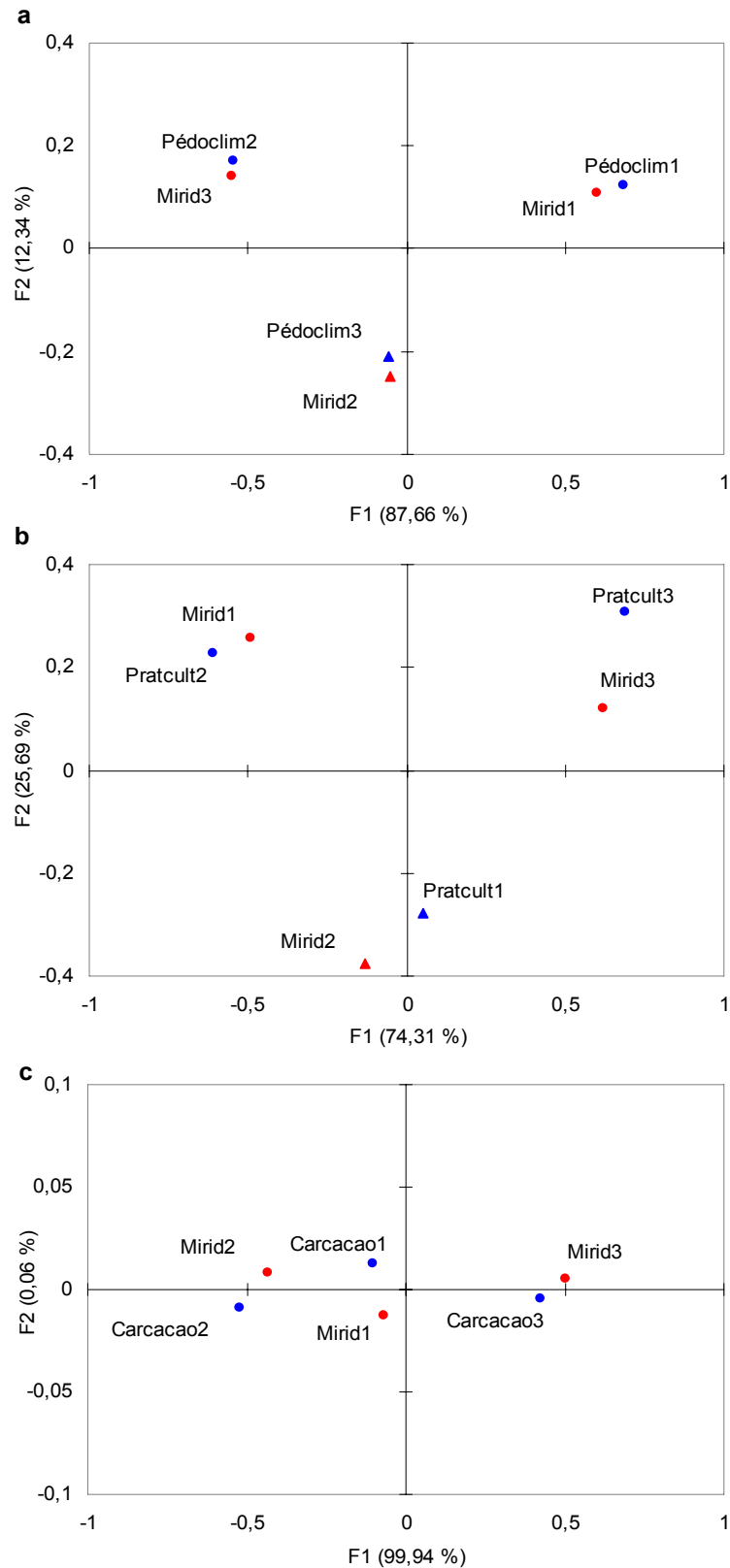


Figure 3.14 : Graphiques de l'AFC montrant les associations entre les classes de mirides (en rouge) et les classes des différentes catégories de facteurs agro-écologiques (en bleu), le pédoclimat (a), les pratiques culturales (b) et les caractéristiques de développement et de production des cacaoyers (c). Les points localisent les modalités mieux représentées par l'axe F1 et les triangles les modalités mieux représentées par l'axe F2.

Les résultats montrent que le nombre de traitements insecticides par an est le facteur le plus discriminant, suivi de la notation d'ombrage forestier, le type d'arbres d'ombrage et le type de variétés occupant la troisième et la quatrième position respectivement. Lorsque les traitements insecticides sont moins nombreux, les parcelles où les densités de mirides sont les plus élevées (type 3) dominent nettement avec 52,9 % des 72 observations. En revanche, lorsque les traitements insecticides sont plus fréquents, les parcelles où les densités sont faibles et moyennes dominent avec 44,7 % et 39,5 % respectivement. En cas de protection insecticide faible, l'ombrage forestier semble peu discriminant. En effet, que ce facteur soit fort ou faible, les parcelles présentant de fortes densités de mirides dominent. Par contre, en cas de protection insecticide forte, l'ombrage forestier a un effet plus marqué : s'il est fort, les parcelles où les densités sont faibles à moyennes représentent 100 % des 22 observations sélectionnées à ce stade. Si l'ombrage forestier est faible, les parcelles où des densités de mirides sont faibles et élevées sont présentes en même nombre. La même analyse peut être menée pour le type d'arbres d'ombrage : ce facteur n'est discriminant qu'en cas de protection insecticide forte et d'ombrage forestier fort. Dans ce cas seulement, les parcelles de faible densité sont plus nombreuses (76,9 % de 13 observations) lorsque l'ombrage est constitué d'un pourcentage élevé d'arbres fruitiers. Le facteur « type de variétés » n'est pas discriminant dans cette analyse. Ceci est probablement dû au fait que le nombre d'observations par classe est très faible (<10) à ce niveau de l'arbre de classification.

4. Discussion

4.1. Description des variables : facteurs agro-écologiques et densités de mirides

Les conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer se sont avérées très variables dans notre réseau de parcelles. Pour la plupart des facteurs mesurés, les sites de Talba et Bokito situés au nord du réseau se sont nettement distingués du site de Ngomedzap situé à l'extrême sud de la région, le site d'Obala occupant une situation intermédiaire pour certains facteurs. Ainsi les sites de Talba et Bokito ont présenté un climat nettement plus sec que le site de Ngomedzap, des parcelles plus jeunes, un recours aux variétés hybrides plus important, des densités de plantation globalement moins élevées et plus homogènes, un effort d'entretien des plantations plus soutenu et une productivité des parcelles, en nombre et en poids de cabosses, supérieure à celle des autres sites. Le site de Bokito s'est par ailleurs distingué par des parcelles globalement moins ombragées et par un sol

plus sableux, plus riche en matière organique (carbone et azote) et dont le taux de saturation était supérieur à celui des autres sites.

Toutefois, nos résultats ont montré que (i) tous les sites présentaient des parcelles infestées par *S. singularis* ; (ii) les sites les plus infestés par les mirides étaient Bokito et Ngomedzap. A l'échelle de la région, les densités de mirides ne variaient donc pas selon la même tendance géographique que les conditions agro-écologiques moyennes de culture du cacaoyer ; (iii) la plupart des facteurs agro-écologiques ont présenté une variabilité intra-site importante. Ainsi, la teneur du sol en certains nutriments comme le potassium et le magnésium, les densités de plantations, l'ombrage et la protection phytosanitaire notamment ont montré une grande variabilité entre des parcelles pourtant éloignées de quelques kilomètres seulement ; (iv) les densités de mirides ont également présenté des variations très marquées entre les parcelles d'un même site. L'ensemble de ces résultats semble indiquer que la localisation géographique des parcelles n'est pas un paramètre déterminant des niveaux de populations de *S. singularis*. La variabilité des densités de populations de *S. singularis* serait plutôt liée à la variabilité des conditions parcellaires de culture du cacaoyer.

4.2. Impact des conditions agro-écologiques sur les densités de mirides

D'après nos résultats, les densités les plus élevées de mirides sont observées dans des parcelles dont le sol présente la teneur en matière organique (carbone et azote) la plus élevée et la teneur en magnésium la plus faible. Ces parcelles présentent en outre une proportion de cacaoyers hybrides plus élevée et un ombrage forestier plus faible que les autres parcelles. Enfin, les densités de mirides sont plus élevées dans les parcelles produisant des cabosses de poids plus faible et là où le taux de pourriture brune est plus élevé que dans les autres parcelles. Quant aux densités de mirides les plus faibles, elles sont obtenues dans les parcelles où les traitements insecticides sont les plus nombreux et dont le sol présente le taux d'argile le plus faible.

Ainsi les hypothèses suivantes peuvent être formulées et discutées :

(i) le développement des populations de mirides pourrait être favorisé lorsque le cacaoyer est cultivé sur un sol riche en matière organique et pauvre en magnésium. En outre, un sol pauvre en argile pourrait être défavorable au développement des populations de mirides. L'influence du sol sur les mirides du cacaoyer a été peu étudiée. Ceci s'explique

probablement par le fait que, étant données la large distribution des mirides en Afrique de l'ouest et la variabilité importante des conditions édaphiques de culture du cacaoyer dans cette région, ces dernières ne semblent pas jouer un rôle fondamental dans le développement des ravageurs. Williams (1953a) signale que les dégâts de mirides sont observés sur la plupart des types de sol au Ghana et l'auteur en déduit que la nature du sol ne peut pas jouer un rôle primordial dans la distribution des mirides. Les résultats que nous avons obtenus sont donc à considérer avec la plus grande prudence. Il est évident que le sol ne peut influencer le niveau des populations de mirides que par l'intermédiaire du cacaoyer et cela laisse présager de la complexité des mécanismes impliqués. Certains auteurs ont tenté d'approcher ces mécanismes en élevant les mirides sur des cacaoyers cultivés dans des conditions extrêmes d'irrigation ou de fertilisation. Ainsi, Gibbs et Pickett (1966) ont démontré que des larves de *D. theobroma* élevées sur des cacaoyers en situation de stress hydrique se développent plus lentement et présentent un taux de mortalité plus élevé. Par conséquent, la capacité de rétention en eau du sol, qui est en grande partie liée à sa texture et notamment à la proportion sable/argile, pourrait avoir un impact sur les populations de mirides, surtout dans les régions où les saisons sèches sont prononcées. De nombreuses études ont démontré qu'un apport d'engrais azoté stimulait la croissance des populations de certains insectes piqueurs-suceurs par le biais d'une alimentation plus riche en acides aminés (Awmack et Leather, 2002). Gibbs (1969, in Entwistle, 1972) a d'ailleurs démontré que le développement de *D. theobroma* était plus rapide sur des plants de cacaoyer bénéficiant d'un apport d'engrais important, comparés à des plants moyennement et faiblement fertilisés. Les variations de la teneur en azote et en carbone que nous avons mesurées sont probablement trop faibles pour que ces facteurs influencent sensiblement les populations de *S. singularis*. Toutefois, il n'est pas à exclure qu'un sol plus riche en matière organique, en favorisant la croissance des cacaoyers (Mossu, 1990), fournisse aux mirides une ressource alimentaire plus abondante. Le rôle du magnésium dans le développement des populations de mirides reste à déterminer.

(ii) les variétés hybrides seraient plus favorables au développement des populations de mirides que les cacaoyers de type Amelonado. Ces variétés ont été sélectionnées dans les années 60 et 70 sur la base de leur productivité dans les conditions optimales de conduite d'une cacaoyère, notamment en termes de protection insecticide (Lavabre, 1977g ; Paulin et Cilas, 1995 ; Efombagn Mousseni, 2008). Dans le contexte actuel, où les pratiques culturales des planteurs sont extrêmement variables, il est possible que ces variétés

présentent une sensibilité accrue aux mirides. Certains arguments tendraient à le confirmer : les variétés hybrides sont pour la plupart issues de croisements entre cacaoyers de type Trinitario et Forastero haut-amazoniens et les cacaoyers Trinitario ont montré une sensibilité aux mirides plus élevée que les Amelonado (Forastero bas-amazoniens) lors des essais de sélection en Côte d'Ivoire (Sounigo *et al.*, 2003). Un autre argument soutenant cette hypothèse est que les variétés hybrides sont jugées plus sensibles aux mirides (et à la pourriture brune) par les planteurs camerounais, interrogés sur les performances de leurs cacaoyers (Efombagn Mousseni, 2008).

(iii) les parcelles cultivées sans ombrage forestier seraient plus favorables au développement des populations de mirides. Il est bien connu que les attaques de mirides sont plus sévères dans les plantations dépourvues d'ombrage. Toutefois nos résultats montrent que, dans les systèmes étudiés, l'ombrage forestier joue un rôle plus important que l'ombrage de fruitiers dans les infestations. Les observations de dégâts ont montré que, dans les parcelles ombragées, la présence des mirides se signale généralement au niveau de zones particulièrement infestées, appelées poches à mirides. Ces zones regroupent plusieurs dizaines de cacaoyers et sont généralement localisées dans les « trous de lumière » dus à une rupture de la canopée des arbres d'ombrage (Williams, 1953a). Nos résultats semblent indiquer que les arbres forestiers fournissent un ombrage plus homogène que les arbres fruitiers. Il est par conséquent probable que leur présence dans les cacaoyères limite l'apparition de trous de lumière et de poches à mirides. Les résultats de caractérisation de l'ombrage des parcelles ont montré en outre que les planteurs n'appliquent que rarement les recommandations de gestion de l'ombrage en matière de lutte contre les mirides. Ces dernières préconisent en effet l'entretien au-dessus des cacaoyers d'un ombrage homogène et nos résultats ont montré une forte hétérogénéité des notations d'ombrage.

(iv) Bien que nettement éloignées des recommandations de la recherche agronomique, les pratiques de planteurs en matière de traitements insecticides réduiraient les populations de mirides. Nos résultats ont en effet montré un lien entre densités de mirides faibles et traitements insecticides plus nombreux. La variabilité importante des pratiques des planteurs que nous avons observée ne nous a pas permis d'aller plus loin dans l'analyse et notamment de comparer l'efficacité des méthodes d'application et des matières actives.

Les recommandations de la recherche agricole préconisent une application pendant la période de croissance des populations (juin-juillet) et une autre application après la récolte (novembre-décembre). Cette dernière application est nécessaire pour limiter les attaques sur la frondaison des cacaoyers qui sont les plus préjudiciables à la culture. Il est préconisé que chacune de ces applications comprenne deux traitements séparés d'un mois environ, le deuxième traitement étant destiné à éliminer les larves émergeant des œufs ayant survécu au premier traitement (Entwistle, 1985). Pour qu'ils soient efficaces, ces traitements doivent être assurés à l'aide d'un atomiseur qui permet d'atteindre l'ensemble de la frondaison des cacaoyers. Nos résultats ont montré que ce mode de traitement est rarement pratiqué et qu'il est en outre assuré en dehors des périodes recommandées. En effet, la majorité des traitements menés à l'aide d'atomiseurs (ou de thermonébulisateurs) sont effectués entre janvier et avril, ce qui porte à croire que les traitements sont déclenchés lorsque les dégâts se manifestent sur la frondaison des cacaoyers. Cette dernière n'est donc que partiellement protégée et l'efficacité de tels traitements peut être mise en doute. En outre, certains traitements effectués pendant la période de récolte des cabosses (septembre-octobre) peuvent être préjudiciables à la qualité des fèves, qui pourrait être compromise par la présence élevée de résidus d'insecticides.

Ces résultats laissent à penser que les planteurs sont peu informés des recommandations de la recherche agronomique et qu'ils rencontrent en outre des contraintes économiques ne leur permettant pas d'investir dans le matériel et les produits appropriés pour mener une lutte chimique efficace contre les mirides. Ces contraintes semblent confirmées par le fait que les traitements à l'aide d'atomiseurs sont généralement assurés de manière collective. L'usage de traitements mixtes (application au moyen d'un pulvérisateur d'un mélange d'insecticide et de fongicide utilisé pour lutter contre la pourriture brune) est une autre réponse des planteurs aux contraintes économiques qu'ils rencontrent. L'organisation des traitements mixtes semble calquée sur les recommandations de lutte contre la pourriture brune et elle ne tient compte en aucune façon des recommandations de lutte contre les mirides. Toutefois l'utilisation de plus en plus fréquente par les planteurs de matières actives systémiques telles que le thiamethoxam et l'imidaclopride (voir annexe 4) pourrait améliorer nettement l'efficacité de ce mode d'application vis-à-vis de ces ravageurs et ainsi expliquer en partie nos résultats. Une étude est à entreprendre pour confirmer cette hypothèse.

Le lien entre les densités de *S. singularis* et le poids moyen des cabosses que nous avons mis en évidence est difficile à interpréter. En effet, le poids plus faible des cabosses pourrait être la conséquence des attaques de mirides présents à de fortes densités. De même, le lien entre le taux de pourriture brune et les densités de mirides pourrait s'expliquer par une réponse similaire des deux bioagresseurs à l'action de certains facteurs agro-écologiques, par exemple la protection phytosanitaire.

4.3. Hiérarchisation des facteurs agro-écologiques liés aux pratiques culturelles

Les recommandations de la recherche agronomique en matière de lutte contre les mirides visent à modifier la manière dont les planteurs conduisent leur plantation afin de maintenir les populations de ravageurs à des niveaux où ils ne causent pas de pertes économiques. Dans le but d'améliorer ces recommandations, il était nécessaire de décrire les pratiques culturelles actuelles et de montrer leur influence sur les populations de mirides. Ainsi, nos résultats ont montré que, malgré des méthodes très diverses et généralement éloignées des recommandations, les pratiques en matière de traitements insecticides, de gestion de l'ombrage et de recours aux variétés améliorées (cacaoyers hybrides) ont un effet sur les populations de *S. singularis*.

Dans un deuxième temps, nous avons par le biais d'un arbre de classification déterminé l'importance relative de ces facteurs et montré les interactions qui existent entre eux. Ainsi, il est apparu que l'usage des insecticides est le principal facteur impliqué dans la variabilité des populations naturelles. L'usage fréquent d'insecticides provoque la baisse des densités de mirides et, inversement, leur faible usage conduit à l'augmentation des densités, quelles que soient les autres pratiques. Ainsi, l'ombrage forestier, qui est par ordre d'importance le deuxième facteur impliqué dans la variabilité des densités de mirides, n'a qu'un rôle secondaire et ne fait qu'amplifier l'effet des traitements insecticides. Un ombrage forestier fort ne limite les populations que s'il est associé à des traitements insecticides fréquents. Dans le cas contraire, son impact, bien que réel, reste limité. Notre méthode d'analyse a révélé que l'usage des variétés hybrides a un impact minime sur les densités de mirides en comparaison avec les autres facteurs. Toutefois l'implication de nos résultats en matière de lutte est telle que cet aspect mérite une étude plus approfondie.

Ces résultats nous permettent d'interpréter de manière plus détaillée les densités de populations que nous avons obtenues pour chacun des sites d'étude. Le site de Ngomedzap

est caractérisé par une protection phytosanitaire des parcelles nettement insuffisante, voire absente la première année. La présence d'un ombrage forestier assez dense ne suffit pas à limiter les populations de mirides, qui restent nombreuses sur ce site. A Bokito, l'absence d'ombrage amplifie l'insuffisance des traitements pour certaines parcelles, qui présentent en conséquence des densités de mirides très élevées. Les parcelles des deux autres sites bénéficient d'une couverture forestière relativement importante qui semble atténuer la grande hétérogénéité des pratiques phytosanitaires.

Ces résultats ont des conséquences importantes en termes de lutte contre les mirides : les traitements insecticides doivent conserver un rôle central dans les programmes de lutte intégrée, quelles que soient les pratiques retenues en matière d'ombrage.

5. Conclusion

Nos résultats ont montré que les densités de populations de *S. singularis* dépendent des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer dans la région Centre du Cameroun. Ce ne sont pas les facteurs liés à la localisation géographique des plantations qui déterminent le niveau d'infestation mais les conditions de culture propres à chaque parcelle. Les pratiques culturales en matière de protection phytosanitaire et de gestion de l'ombrage notamment se sont avérées extrêmement variables. Cette variabilité semble être la principale cause des variations des densités de mirides observées dans la région.

Notre étude a également montré que, bien que les recommandations en matière de traitements insecticides ne soient pas respectées, ces derniers continuent à jouer un rôle central dans la protection des plantations contre les mirides. L'usage des traitements mixtes (fongicide + insecticide) appliqués à l'aide de pulvérisateurs à dos est une réponse des planteurs aux contraintes économiques qu'ils rencontrent actuellement. L'efficacité de ces traitements semble être améliorée par l'usage plus fréquent de nouvelles matières actives systémiques. Par conséquent, nous préconisons qu'une étude soit conduite de manière à optimiser ce mode de traitement, sur la base des pratiques de planteurs, et d'adapter en conséquence les recommandations de lutte contre les mirides, en vigueur depuis plus de 30 ans.

Notre étude a également confirmé que la protection phytosanitaire des plantations peut être améliorée par des pratiques appropriées en matière de gestion de l'ombrage. Contrairement à l'ombrage dû aux arbres fruitiers, l'ombrage forestier a montré un impact dépressif réel

sur les niveaux d'infestation des parcelles par les mirides. Nous avons émis l'hypothèse que l'ombrage fourni par les arbres forestiers était plus homogène et qu'il limitait par conséquent la présence des trous de lumière dans les plantations, trous de lumière qui sont favorables au développement des populations de mirides. C'est pour confirmer cette hypothèse et mieux appréhender les mécanismes impliqués dans les relations entre les mirides et l'ombrage que nous avons mené l'étude présentée dans le chapitre suivant.

**Chapitre IV : Impact de l'ombrage sur la distribution
spatiale de *Sahlbergella singularis***

Chapitre IV : Impact de l'ombrage sur la distribution spatiale de *Sahlbergella singularis*

1. Présentation de l'étude

L'existence d'une relation entre l'ombrage de la cacaoyère et les dégâts dus aux attaques de mirides est un fait établi depuis plus d'un demi-siècle. Ainsi, il a été démontré que les parcelles dépourvues d'ombrage étaient généralement plus attaquées que les parcelles ombragées et que, pour ces dernières, les dégâts de mirides étaient plus sévères dans les « trous de lumière » provoqués par une interruption de la canopée d'ombrage. Ces observations ont donné lieu à la formulation de recommandations de gestion de l'ombrage pour la lutte contre les mirides, qui préconisent essentiellement le maintien au-dessus des cacaoyers d'un ombrage homogène.

L'étude présentée dans le chapitre précédent a confirmé le fait que l'ombrage est un facteur déterminant des niveaux d'infestation par les mirides des plantations de la région Centre. Notre étude a également montré que les conditions d'ombrage dans ces plantations sont très hétérogènes, ce qui suggère que les planteurs n'appliquent pas les recommandations de la recherche agronomique. En outre, nos résultats nous ont permis de formuler l'hypothèse que l'ombrage dû aux arbres forestiers de grande taille était plus homogène que l'ombrage dû aux arbres fruitiers et qu'il permettait par conséquent de limiter l'apparition des « trous de lumière » dans les plantations, propices au développement des populations de mirides.

Dans la présente étude, nous avons souhaité confirmer cette hypothèse dans l'optique d'améliorer les recommandations de gestion de l'ombrage contre les mirides. Cette étude a été menée dans trois plantations paysannes, présentant des preuves évidentes d'une forte infestation par les mirides. L'ombrage a été caractérisé d'une part par l'identification et la mesure des espèces d'arbres en présence et, d'autre part, par l'évaluation de la quantité de lumière parvenant aux cacaoyers à travers la canopée d'ombrage, au moyen de prises de vue hémisphériques. Parallèlement, les populations de *Sahlbergella singularis* ont été mesurées de manière exhaustive et la distribution spatiale du ravageur a été caractérisée. Finalement, nous avons évalué l'impact des conditions d'ensoleillement des parcelles sur la distribution spatiale du ravageur.

Cette étude a fait l'objet de l'article présenté ci-dessous. Cet article a été accepté pour publication dans « Agricultural and Forest Entomology ».

2. Impact de l'ombrage sur la distribution spatiale de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera : Miridae) dans les agroforêts de cacaoyers traditionnelles

Article 3 :

Babin R., ten Hoopen G. M., Cilas C., Enjalric F., Yede, Gendre P., Lumaret J.P.. The impact of shade on the spatial distribution of *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) in traditional cocoa agroforests. Accepté pour publication dans *Agricultural and Forest Entomology*

The impact of shade on the spatial distribution of *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) in traditional cocoa agroforests

Shade and spatial distribution of cocoa mirids

R. Babin^{1,2*}, G. M. ten Hoopen¹, C. Cilas³, F. Enjalric⁴, Yede⁵, P. Gendre⁶, J.P. Lumaret²

¹ CIRAD Regional Management, BP 2572, Yaoundé, Cameroon

² Arthropod Team, UMR 5175 CEFE, University of Montpellier III, Montpellier, France

³ CIRAD, Avenue Agropolis, TA A-31 / 02, 34398 Montpellier Cedex 5, France

⁴ CIRAD Regional Management, Ampandrianomby, BP 853, 101 Antananarivo, Madagascar

⁵ IRAD, BP 2067, Yaoundé, Cameroon

⁶ ISTOM, 32 boulevard du port, 95 094 Cergy Pontoise Cedex, France

* Corresponding author

Tel: (237) 22 21 25 41

Fax: (237) 22 20 29 69

E-mail: regis.babin@cirad.fr

Abstract

1. Shade management is commonly considered an effective pest management strategy for cocoa mirids, yet shade management recommendations are not based on extensive knowledge of the mirid ecology in traditional cocoa agroforests.
2. An assessment of the impact of shade on the spatial distribution of mirid populations and thus the validation of shade management strategies were the main objectives of this study.
3. Mirid densities were measured and shade was characterized for three plots located in three different agroecological zones in the Centre region of Cameroon. Mirid densities generally followed a negative binomial law. Geostatistical procedures were used to characterize spatial distribution of mirid density. Light conditions were assessed using hemispherical photography.
4. Populations of *S. singularis* were highly aggregated in the plots. Semivariance analysis and kriging visualised the spatial dependence of mirid densities. Clearly distinguishable mirid pockets of 20 to 30 adjacent infested cocoa trees were identified in two of the three plots.
5. The high diversity of shade tree species and the large variability in density and size of shade trees resulted in a considerable heterogeneity of plot light conditions. Percentage transmitted light varied from 9.4 % to 80.1 % in the most heterogeneous plot.
6. For two of the three plots, mirid pockets were aggregated in those areas where light transmission was highest. In the third plot, relatively high mirid densities and the presence of an alternative host resulted in a more homogeneous distribution. The importance of these findings for improved mirid control is discussed.

Keywords:

Cocoa mirids, *Sahlbergella singularis*, *Distantiella theobroma*, spatial distribution, shade, *Theobroma cacao*, hemispherical photography, geostatistics

Introduction

In Cameroon, cocoa (*Theobroma cacao* L.) is usually grown in multi-strata, dense and highly diversified agroforestry systems (Dounias & Hladick, 1996; Sonwa *et al.*, 2007; Laird *et al.*, 2007). In such systems, qualified as agroforests (Torquebiau, 2007), cocoa tree canopies are usually joined up and form a thick layer of foliage which is shaded by the canopy of associated trees. Until recently, these systems have received relatively little attention contrary to cocoa growing systems in which shade is more simplified (Boyer, 1970; Wessel, 1985; Wood, 1985). However, over the last few years, there has been a growing interest in agroforests worldwide, as such cropping systems offer numerous advantages such as food security and income source diversity for smallholders, biodiversity conservation and soil preservation (Franzen & Borgerhoff Mulder, 2007; Laird *et al.*, 2007; Philpott & Armbrrecht, 2006; Schroth & Harvey, 2007; Torquebiau, 2007). Cocoa production in these Cameroonian cocoa agroforests is however, severely impacted due to the presence of pests and diseases.

The mirids *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* Distant (Hemiptera: Miridae) are the most harmful insects to cocoa trees in Africa (N'Guessan & Coulibaly, 2000; Padi *et al.*, 2000; Sounigo *et al.*, 2003; Babin *et al.*, 2008). These two insects have very similar life histories and regularly live side by side in cocoa agroforests. Mirids feed by sucking sap from pods and young shoots, causing varying degrees of damage to the cocoa tree (Williams, 1953; Entwistle, 1972; Collingwood, 1977). Feeding wounds eventually develop into cankers, following infection by parasitic fungi (Crowdy, 1947). A combination of mirid attacks and fungal infections leads to premature ageing of plantations and can kill the trees thus resulting in significant production losses. In shaded plantations, mirid damage is usually confined to groups of up to fifty cocoa trees (Williams, 1953). Such groups of severely damaged and unproductive cocoa trees are known as mirid pockets. Mirid pockets often occur in sunny areas of plantations, where there are gaps in the shade tree canopy (Williams, 1953; Entwistle, 1972; Youdeowei, 1977). Yet, few studies have focused on the actual effect of shade on the spatial distribution of mirid populations. Mirid populations in plantations are normally strongly aggregated (Williams, 1953; Youdeowei, 1965; Lotodé, 1969; Nwana & Youdeowei, 1978). Yet, to our knowledge, only Youdeowei (1971) has established a link between light intensity and the degree of cocoa tree infestation by *S. singularis*.

Environmental conditions in these multi-strata cocoa agroforests are highly diversified, particularly when shade conditions are highly heterogeneous. One of the mirid control recommendations, widely disseminated in African cocoa producing countries, is to maintain a uniform shade level in cocoa plantations (Mpé, 2001; Padi *et al.*, 2001; Idowu *et al.*, 2001). Unfortunately, this recommendation, to date, has not been rigorously verified and, since it is primarily derived from damage observations and not based on in-depth knowledge of mirid ecology, lacks sufficient scientific support. Therefore, the overall objective of our study was to contribute to the improvement of mirid control strategies, through better knowledge of the ecology of these pests in traditional agroforests. To that end, we studied three agroforestry plots with a view to i) describing the spatial distribution of mirid populations, ii) characterizing the shade of the study plots and iii) determining the relation between shade and the spatial distribution of mirid populations.

Material and methods

Study sites and experimental design

In Cameroon, cocoa is grown in the humid forest zone in the South of the country, mainly in three regions: Mungo, Centre-South and East (Losch *et al.*, 1991). Our study was located on three plantations in the Centre region of Cameroon. The choice of plantations was guided by: (i) crop management in compliance with traditional agroforests, (ii) the geographical location of the plantations with a view to covering contrasting agroecological conditions, (iii) the existence of recent mirid damage and (iv) the absence of any insecticide treatment for at least three years. Table 1 gives the main geographical and agroecological characteristics of the chosen plantations. The Ngomedzap site is characterized by higher rainfall and a less marked dry season than the other sites. The vegetation is mainly comprised of degraded forest and cocoa trees are old and low-yielding. The selected plot (Ngo) was planted exclusively with cocoa trees of the West African Amelonado type. The Obala site is characterized by greater human pressure, due to the proximity of the city of Yaoundé. The vegetation at the site is highly influenced by human activity. The cocoa trees are younger and better maintained and consequently more productive, when compared with the Ngomedzap site. The chosen plantation (Oba) had a mixture of West African Amelonado type cocoa trees and selected Trinitario type hybrids, disseminated in the 1960s and 70s. The Bokito site has a bush-savanna type vegetation. Cocoa is normally grown there inside gallery forests or in artificial forests usually planted

at the same time as the cocoa trees to shade the plantations. The chosen plantation (Bok) was installed in an artificial forest and had a mixture of Amelonado type trees and Trinitario hybrids. The plantation was very low-yielding for the zone, which generally displays yields three to five times higher.

Table 1: Main geographical and agroecological characteristics of the selected plots.

	Plots		
	Ngo	Oba	Bok
Site (figure 1)	Ngomedzap	Obala	Bokito
Latitude	03°16'09'' N	04°06'19'' N	04°34'29'' N
Longitude	11°13'21'' E	11°28'40'' E	11°10'45'' E
Annual rainfall (mm) ¹	1,700 – 1,800	1,400 – 1,500	1,300 – 1,500
Vegetation ¹	Mixed degraded forests and patches of evergreen forest	Domesticated forest landscapes, shrub crops	Bush savannah and gallery forests
Age of cocoa trees	Over 60 years	30 to 60 years	30 to 60 years
Type of cocoa trees	Amelonado	Amelonado and Trinitario hybrids	Amelonado and Trinitario hybrids
Planting density (trees/ha)	1,800	1,500	1,200
Average yields 2003 and 2004 (kg/ha) ²	800	1,250	350

¹ According to Santoir & Bopda, 1995

A total of 100 cocoa trees were selected in each plantation in an area with heterogeneous shade levels. Plots, measuring 2025 m² (45 x45 m) were established centred around the selected cocoa trees and included all shade trees surrounding and influencing shade levels experienced by the observed cocoa trees. Plots were divided into 3 x 3 m squares and the position of the cocoa and shade trees was plotted on a map. It was believed that a group of 100 cocoa trees would be sufficient to determine the presence of mirid pockets.

Evaluation of mirid populations

In Cameroon, mirid populations are usually at their highest from July to September (Lavabre, 1960). In order to obtain adequate data for spatial analyses, population densities were evaluated during their peak time on two occasions, in September 2006 and August 2007. The number of mirids per tree was recorded for each of the marked trees, using a knockdown method of sampling. Plastic sheets measuring 4 x 4 m were spread at the foot

of the cocoa trees. They were subsequently sprayed with an endosulfan-based insecticide using a motorized mistblower (Solo type 40123, Solo Kleinmotoren, Germany) at 100 ml ha⁻¹. Endosulfan was chosen as it has a broad action-spectrum and a sufficient "shock" effect which kills most of the insects within a few hours. Treatment was carried out at daybreak, when mirids are not very active (Youdeowei, 1977). The risk of winged adults escaping was thus limited. Seven hours after the treatment, insect bodies were collected from the plastic sheets and preserved in glass haemolysis tubes containing 70% alcohol. The insects were sorted in the laboratory and the number of *S. singularis* and/or *D. theobroma* individuals per tree and per development stage was determined.

Characterization of plot shade

Woody species present in each plot were identified to species level. The basal area of each tree was assessed by measuring the circumference of the trees 1.30 m from the ground or 30 cm above the buttress on trees with a buttress. Horizontal crown area was estimated for each tree by measuring the ground-level crown projection (Bellow & Nair, 2003). Stand density (in trees ha⁻¹), total basal area per hectare (in m² ha⁻¹) and crown cover per hectare (sum of the crown areas, in m² ha⁻¹) were calculated for each plot.

Plot shade was assessed by calculating the percentage transmitted light reaching the cocoa canopy through the foliage of associated trees (Isaac *et al.*, 2006). To that end, hemispherical photographs of the canopy overhanging the cocoa trees were taken with a digital camera (Nikon Coolpix 5400, Nikon, Japan) fitted with a fisheye lens (Nikon FC-E9-Fisheye 0.2x, Nikon, Japan). Thirty to 50 photographs were taken for each plot. Canopy openness and percentage transmitted light through the canopy were estimated by analysing the hemispherical photographs using the Gap Light Analyser software (GLA, version 2.0; Frazer *et al.*, 1999).

Statistical analyses

Mirid populations

The three selected plots were compared for the two years of experimentation for the mirid densities (log_e-transformed) with the appropriate general linear model (GLM) using SAS (version 9.1; SAS Institute, 1987).

Mirid distribution

Insect populations are often aggregated in their environment, with their distribution generally following a negative binomial law (Anscombe, 1949; Elkinton, 1993).

In order to check the fit of the mirid density distribution to the negative binomial distribution, the expected values for the different count categories were calculated using the following formulas, then compared to the observed values using a χ^2 test using XLSTAT (version 2007.6; Addinsoft, 2007).

$$P(X = 0) = \left(1 + \frac{\mu}{k}\right)^{-k}$$

$$P(X = 1) = \left(\frac{k}{1}\right) \left(\frac{\mu}{\mu + k}\right) \times P(X = 0)$$

$$P(X = n) = \left(\frac{k + n - 1}{n}\right) \left(\frac{\mu}{\mu + k}\right) \times P(X = n - 1)$$

Where $P(X=n)$ is the probability of the sampled cocoa tree having n individuals, μ is the mean and the parameter k , an indicator of the degree of clumping in the data, given by the formula:

$$k = \frac{\mu^2}{\sigma^2 - \mu}$$

The parameter k is widely used as an index of dispersion for populations (Anscombe, 1949).

Spatial analysis

Each sampling point (marked cocoa tree) was assigned x and y coordinates by projecting the plot maps onto an orthonormal grid. Subsequently, the spatial relations between the sampling points were analysed by fitting semivariograms using GS⁺ (Version 9; Robertson, 2008). Semivariance is given by the equation:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{N(h)} [z_i - z_{i+h}]^2$$

where, in our study, z_i was the \log_e -transformed number of mirids plus one, per cocoa tree at point i , z_{i+h} was the \log_e -transformed number of mirids plus one per cocoa tree at point $i+h$ and $N(h)$ was the total number of pairs of cocoa trees sampled for the distance interval h , expressed in metres. The software provides the following descriptive parameters for the

semiovariogram: (i) the range for which spatial dependence is apparent (marked A and expressed in metres in our study); (ii) the nugget variance, i.e. the value y at which the curve of the model cuts the Y-axis (indicated C_0); (iii) the sill of the model corresponding to the asymptote of the model (indicated $(C+C_0)$). The quality of semivariogram fit to the common models was indicated by the residual sum of squares (RSS), the coefficient of determination R^2 and the ratio $C/(C_0+C)$. The ratio of $C/(C_0+C)$ is equal to 1 if the semivariogram does not display a nugget effect and is equal to 0 if the semivariogram is linear. A linear semivariogram reflects a "pure nugget" effect and, consequently, an absence of spatial dependence for distribution (random distribution).

Kriging is an interpolation method which uses the structural properties of the semivariogram and the actual data of the studied parameter(s) (Robertson, 2008). Kriging maps were produced using GS^+ by ordinary block kriging with a block size of 1×1 m across the plot and a 2×2 discretization grid within each block. Kriged \log_e -transformed mirid counts were back transformed to original units before mapping.

Effect of shade on the spatial distribution of mirids

The position, basal area and crown cover of shade trees were represented on maps produced with Mapinfo (version 7.0). Using the data from the GLA-analysed hemispherical photographs, transmitted light percentages were estimated for non-sampled points using Inverse Distance Weighting (IDW). The IDW technique estimates a value for unmeasured points based on the distance to neighbouring values. The weight accorded to those neighbouring values depends on the distance between neighbouring points (Robertson, 2008). The estimated values were calculated in a 1×1 m grid such that the grids for the transmitted light percentages and for the mirid densities corresponded. The IDW interpolation maps were produced with GS^+ .

Shade and mirid distribution maps were used to visualize the relationship between these variables. This relationship was then validated statistically. To do that, the interpolation data for the percentage transmitted light were separated into 2 categories: the first category corresponded to the quartile containing the highest values for the variable and the second grouped the other 3 quartiles. The mirid density interpolation data of these two classes were compared with the appropriate general linear model (GLM) using SAS.

Results

Mirid populations

Of the 1257 mirids collected, 1250 individuals (99.4%) belonged to *Sahlbergella singularis* and 7 (0.6%) to *Distantiella theobroma*. Consequently, our study was limited to *S. singularis*. The individuals from the other species were not included in the analyses. Mean mirid density for all plots was 2.10 mirids/cocoa tree. However, densities were highly variable, varying between 0.61 and 6.53 mirids/cocoa tree (table 2). Densities of the Bok plot were significantly higher than densities of the two other plots in 2006 ($F=23.06$; $P<0.0001$) and in 2007 ($F=94.10$; $P<0.0001$). Moreover, for the Ngo and Bok plots, densities were significantly higher in the second year of sampling compared with the first year (Ngo plot, $F=13.43$, $P<0.0001$; Bok plot, $F=45.56$, $P<0.0001$). At the Oba plot, the reverse was true ($F=6.83$, $P<0.01$). Larvae were two to 10 times more numerous than adults, with a maximum of 0.57 adults/cocoa tree as opposed to 5.96 larvae/cocoa tree (Bok plot, 2007; table 2). For each plot, the variance was higher than the mean. The results of tests to fit the distribution to a negative binomial law gave probability values over 5% for 14 out of 18 tests. Those results confirm that mirid populations were aggregated in the plots. The index of dispersion k was generally low, with a mean of 0.87 ± 0.52 for the set of tests. The k values varied substantially between plots and between years, with a minimum value of 0.25 and a maximum value of 1.71. In addition, the k values obtained for adults were generally higher than those obtained for larvae (table 2).

Spatial distribution of mirids

Analysis of the semivariograms revealed a spatial dependence of mirid densities for all three plots and both sampling years. The semivariograms were either Gaussian (Ngo and Bok in 2006), exponential (Ngo in 2007, Oba in 2006 and Bok in 2007) or spherical (Oba in 2007) (figure 1). The theoretical models fitted well to the observed semivariograms ($RSS \rightarrow 0$ and $R^2 \rightarrow 1$) (table 3). The "nugget" effect was limited ($C/(C_0+C) \rightarrow 1$). The mean range of spatial dependence (A) was 8.26 ± 4.44 m, with a minimum value of 3.36 m (Ngo in 2006) and a maximum value of 14.04 m (Ngo in 2007). The type of semivariogram and the range of spatial dependence differed between 2006 and 2007 for each plot. Larvae displayed two models of semivariograms similar to those for the total populations (table 3), but with different models for adults in half the cases.

Table 2: Main statistical parameters of mirid densities per cocoa tree per site and development stage for 2006 and 2007 and results of fitting the density distribution to a negative binomial distribution.

Plot:	Ngo						Oba						Bok					
Year:	2006			2007			2006			2007			2006			2007		
Stage	Larvae	Adults	Total	Larvae	Adults	Total	Larvae	Adults	Total	Larvae	Adults	Total	Larvae	Adults	Total	Larvae	Adults	Total
Min	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Max	8	2	9	6	3	7	8	3	9	7	3	9	8	2	10	33	3	33
Mean	0.46	0.14	0.61	1.09	0.24	1.33	1.05	0.29	1.34	0.49	0.24	0.73	1.89	0.25	2.13	5.96	0.57	6.53
Variance	1.71	0.18	2.12	2.89	0.27	3.50	2.92	0.43	4.19	1.04	0.27	1.69	4.12	0.29	4.80	39.90	0.66	41.78
K	0.17	0.46	0.25	0.66	2.30	0.82	0.60	0.61	0.64	0.44	2.38	0.56	1.60	1.33	1.71	1.05	3.70	1.21
Obs. χ^2	10.40	1.43	10.10	18.52	2.39	12.57	10.32	1.63	22.81	7.56	2.42	13.04	9.62	1.76	12.36	38.94	1.93	41.58
d.f.	7	1	8	5	2	6	7	2	8	6	2	8	7	1	9	32	2	32
Prob.(%)	16.7	0.01*	25.8	0.24*	30.3	5.0	17.1	44.2	0.4*	27.2	29.8	11.1	21.1	0.01*	19.4	18.6	38.2	12.0

* Do not follow a negative binomial distribution at the 5% level.

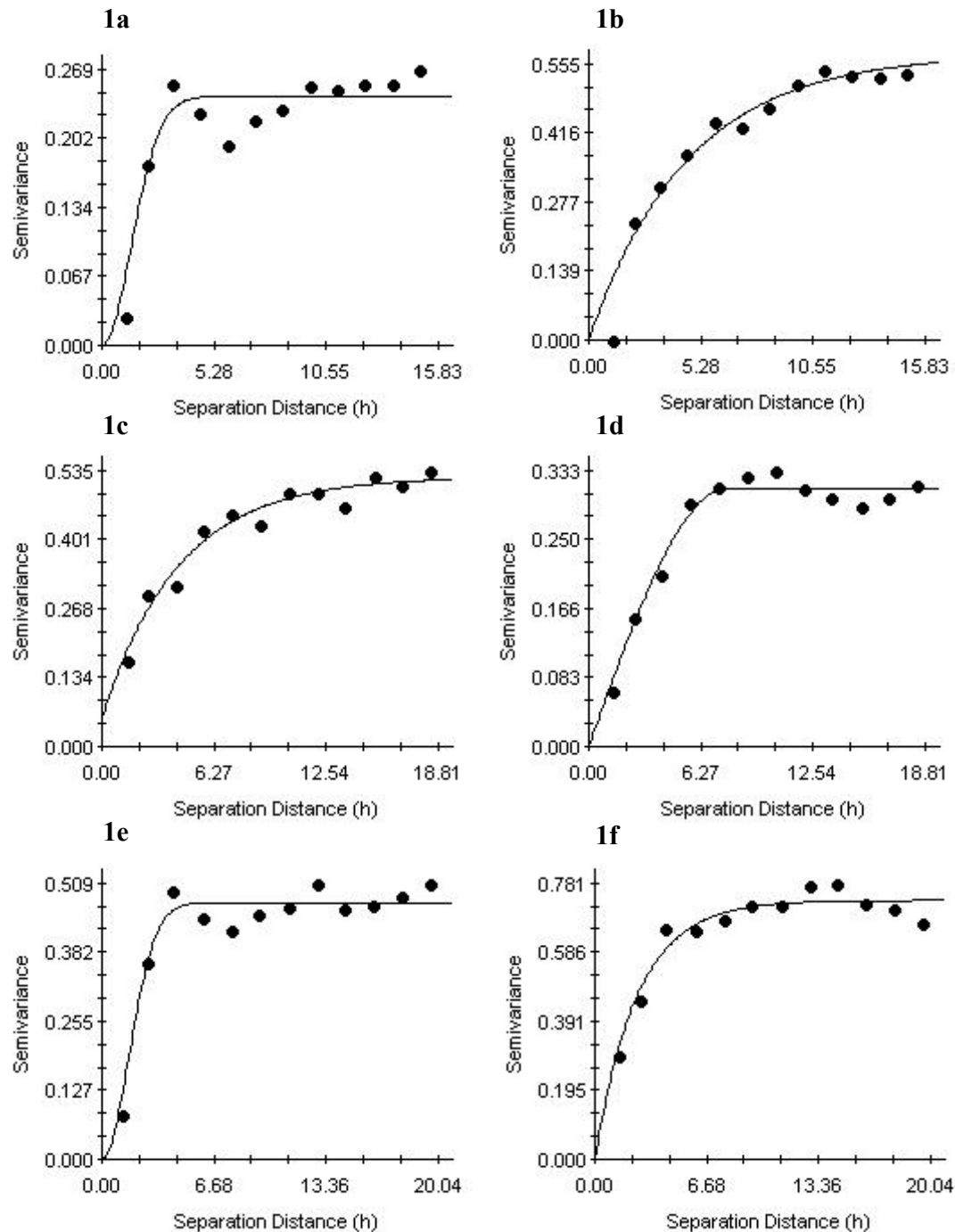


Figure 1: Observed semivariance (dots) and fitted models (curves) for the number of mirids per cocoa tree (after $\log_e(x+1)$ transformation) for a) Ngo 2006; b) Ngo 2007; c) Oba 2006; d) Oba 2007; e) Bok 2006; f) Bok 2007. The separation distance (h) is expressed in metres.

In 2006, the mean range of spatial dependence was slightly greater in adults, with 6.96 ± 5.64 m as opposed to 5.07 ± 3.20 m for larvae. On the other hand, in 2007, the mean range

of spatial dependence was clearly greater for larvae, with 9.13 ± 2.56 m as opposed to 4.68 ± 0.92 for adults.

Table 3: Descriptive parameters of the semivariograms and statistics for model fit obtained for the number of adults, larvae and total mirids per cocoa tree for the three plots and two study years. The density data underwent $\log_e(x+1)$ transformation prior to analysis.

Plot/year	Stage	Model	Range (A) (m)	Sill (C_0+C)	$C/(C_0+C)$	RSS	R^2
Ngo/2006	Adult	Gaussian	3.83	0.065	0.998	0.001	0.907
	Larvae	Gaussian	2.53	0.191	0.999	0.005	0.694
	Total	Gaussian	3.36	0.242	1.000	0.006	0.883
Ngo/2007	Adult	Gaussian	3.62	0.096	0.999	0.001	0.874
	Larvae	Exponential	12.03	0.523	0.998	0.022	0.924
	Total	Exponential	14.04	0.574	0.998	0.018	0.948
Oba/2006	Adult	Exponential	13.47	0.172	0.980	0.001	0.929
	Larvae	Exponential	8.67	0.439	0.815	0.009	0.856
	Total	Exponential	12.90	0.522	0.895	0.006	0.956
Oba/2007	Adult	Gaussian	5.14	0.104	0.999	0.001	0.880
	Larvae	Spherical	7.17	0.221	0.962	0.004	0.870
	Total	Spherical	7.74	0.311	1.000	0.002	0.973
Bok/2006	Adult	Gaussian	3.57	0.099	0.999	0.003	0.777
	Larvae	Gaussian	4.02	0.465	0.998	0.009	0.940
	Total	Gaussian	3.91	0.473	0.998	0.009	0.945
Bok/2007	Adult	Gaussian	5.28	0.190	0.999	0.003	0.924
	Larvae	Exponential	8.19	0.796	0.999	0.017	0.942
	Total	Exponential	7.62	0.732	0.999	0.015	0.933

Kriging maps confirmed the aggregated spatial distribution of mirid populations. In fact, each plot contained one or more groups of severely infested trees and zones that were totally free of mirids (figures 2c & d, 3c & d and 4c & d). The groups of infested trees varied in number and size. In 2006, the Ngo plot had five to six groups of two to three severely infested cocoa trees scattered throughout the plot. On the other hand, in 2007, this plot had only two groups of infested cocoa trees which were relatively close to each other

and of which one contained around 30 cocoa trees. The Oba plot had a group of 20 to 30 infested cocoa trees in the central zone of the plot for both years. On the other hand, the Bok plot had several small groups of infested cocoa trees scattered throughout the plot. In 2007, the plot was almost totally infested.

Impact of shade on mirid distribution

The Ngo plot had a balanced mixture of forest trees and fruit trees (figure 2a). The density of the associated trees was relatively low, 80 trees ha⁻¹. Total basal area and crown cover were around 43 m² ha⁻¹ and 17,000 m² ha⁻¹, respectively, due to the existence of large trees such as *Terminalia superba* (Combretaceae), *Ficus mucoso* and *F. exasperata* (Moraceae). The percentage transmitted light varied from 16.1 to 62.8% (figure 2b). The Oba plot was mostly planted with fruit trees, notably *Persea americana* (Lauraceae) and *Citrus* spp. (Rutaceae) (figure 3a). The planting density of the associated trees was very high with around 250 trees ha⁻¹. The shade trees were not highly developed, with a total basal area of around 30 m² ha⁻¹ and a crown cover of around 17,000 m² ha⁻¹. Distribution of the shade trees in the plot was very heterogeneous. The percentage transmitted light varied from 9.4 to 80.1% (figure 3b). The Bok plot had a mixture of fruit trees and forest trees, planted at a density of around 130 trees ha⁻¹ (figure 4a). The fruit trees mainly consisted of the species *Cola nitida* (Malvaceae), which generally had a low basal area and crown area. The forest trees were more numerous and more diversified than in the other plots. The total basal area and the crown cover in the plot displayed relatively high values with around 34 m² ha⁻¹ and 20,000 m² ha⁻¹, respectively. The percentage transmitted light varied from 11.4 to 61.4% (figure 4b). A large proportion of the associated trees belonged to the family Malvaceae (*Triplochiton scleroxylon*, *Eribroma oblonga* and *C. nitida*).

A comparison of the mirid population distribution maps and the percentage transmitted light maps showed that, for the Ngo (figure 2) and Oba (figure 3) plots, the groups of cocoa trees infested by mirids were located in zones where the percentage transmitted light was greatest. These results were confirmed by the analysis of variance. Mirid density was significantly higher in areas with high light transmission compared with medium to low light transmission for the Ngo plot in 2006 (0.60 ± 1.09 versus 0.41 ± 0.57 mirids/tree, respectively; $F=5.29$; $P<0.05$) and 2007 (2.06 ± 1.70 versus 0.68 ± 0.73 mirids/tree, respectively; $F=260.82$; $P<0.0001$).

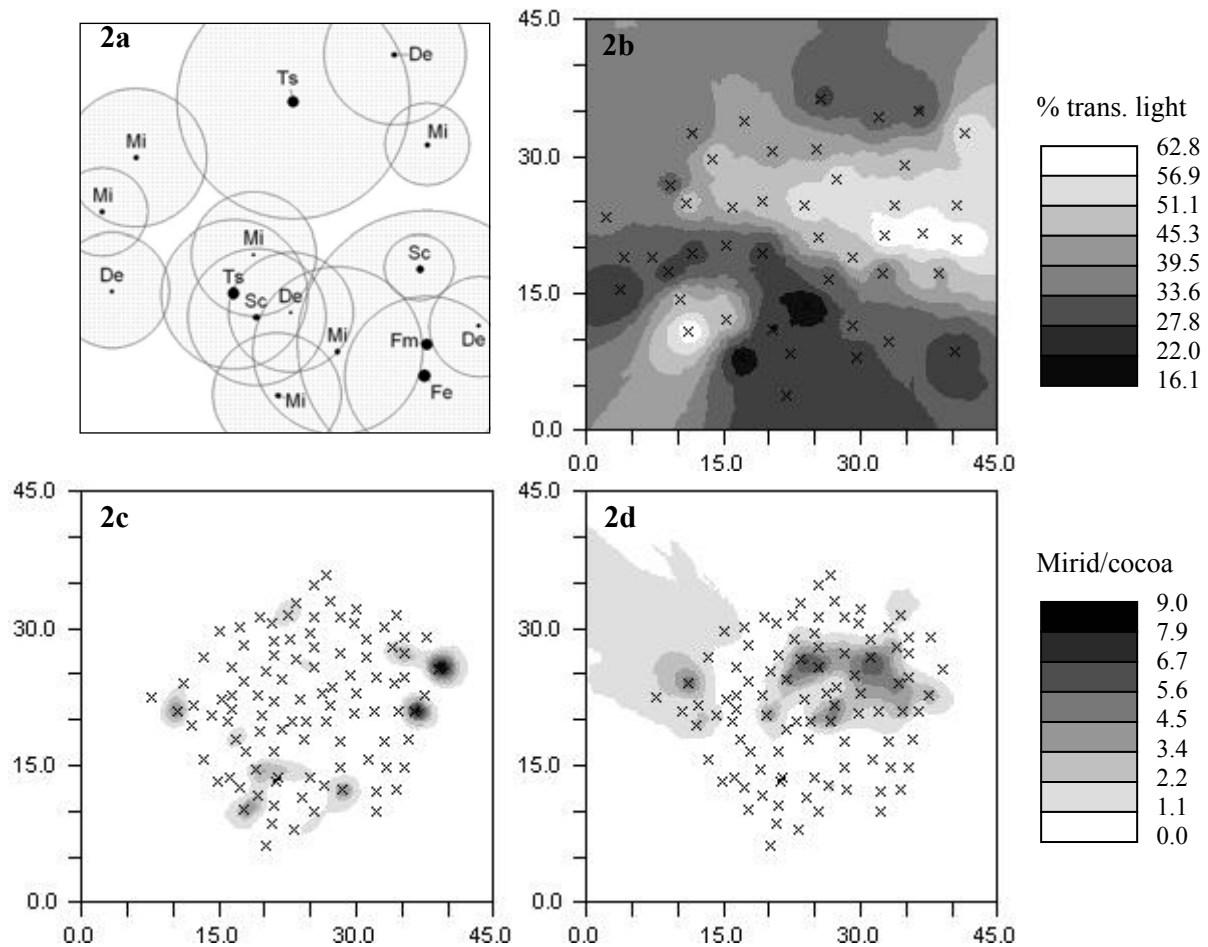


Figure 2: Maps of the Ngo plot showing a) the position, basal area and crown cover of the associated trees; b) % light transmitted to the cocoa trees through the canopy; c) kriging maps for spatial distribution of mirid populations for 2006 and; d) for 2007. Crosses indicate the sampling points (hemispherical photos for figure 2b and sampled cocoa trees for figures 2c & 2d). De: *Dacryodes edulis*, Fe: *Ficus exasperata*, Fm: *Ficus mucoso*, Mi: *Mangifera indica*, Sc: *Spathodea campanulata*, Ts: *Terminalia superba*.

The same was true for the Oba plot in 2006 (2.03 ± 1.45 versus 0.86 ± 0.85 mirids/tree, respectively; $F=250.55$; $P<0.0001$) and 2007 (1.42 ± 1.12 versus 0.43 ± 0.56 mirids/tree, respectively; $F=323.58$; $P<0.0001$). However, for the Bok plot mirid density was significantly higher for high light transmission compared with medium to low light transmission only in 2006 (2.17 ± 1.45 versus 1.92 ± 1.57 mirids/tree, respectively; $F=10.65$; $P<0.01$). In 2007 the effect was reversed (3.85 ± 2.58 versus 4.91 ± 3.14 mirids/tree, respectively; $F=35.79$; $P<0.0001$).

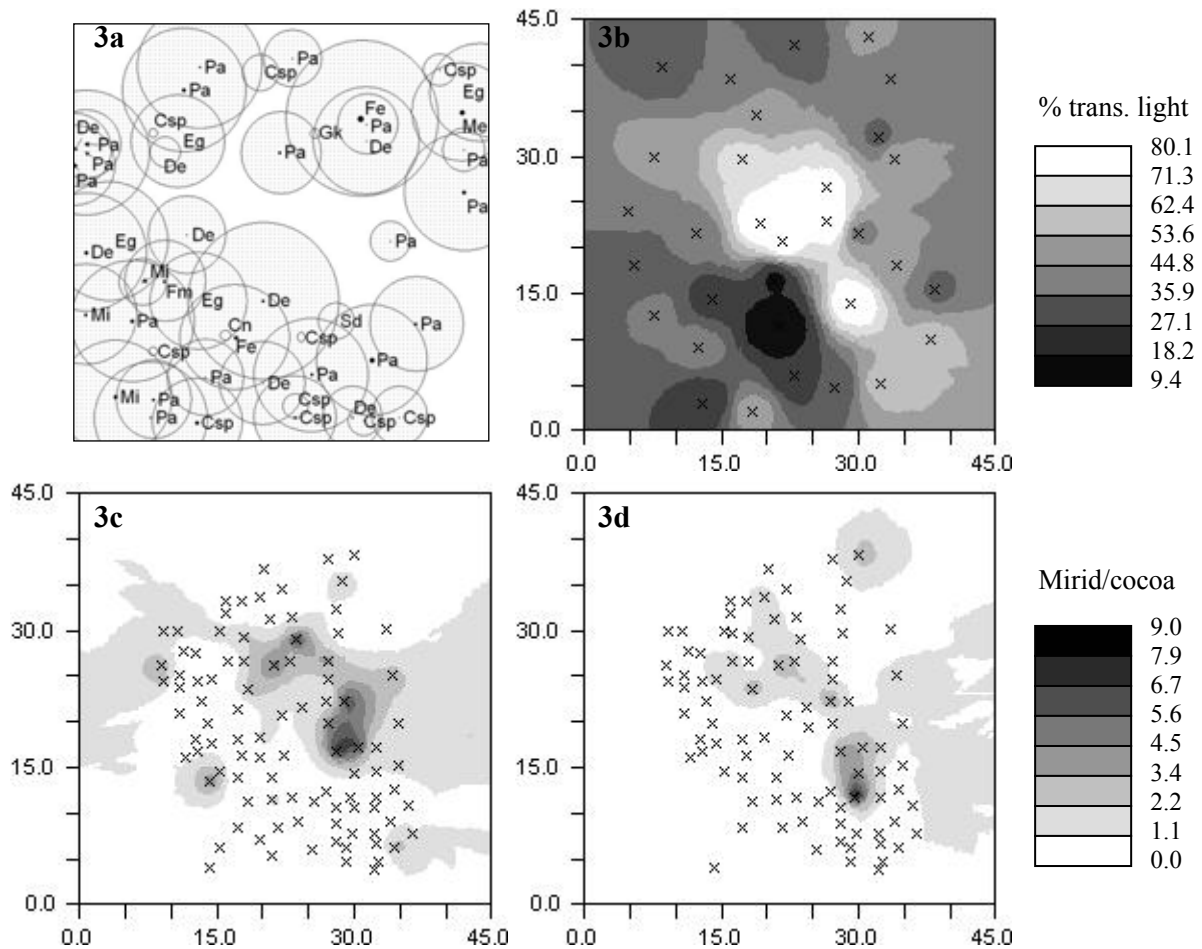


Figure 3: Maps of the Oba plot showing a) the position, basal area and crown cover of the shade trees; b) % light transmitted to the cocoa trees through the canopy; c) kriging maps for spatial distribution of mirid populations for 2006 and; d) for 2007. Crosses indicate the sampling points (hemispherical photos for figure 3b and marked cocoa trees for figures 3c & 3d). Cn: *Cola nitida*, Csp: *Citrus sp.*, De: *Dacryodes edulis*, Eg: *Elaeis guineensis*, Fe: *Ficus exasperata*, Fm: *Ficus mucoso*, Gk: *Garcinia kola*, Mi: *Mangifera indica*, Me: *Milicia excelsa*, Pa: *Persea americana*, Sd: *Spondias dulcis*

Discussion

With a mean of 2.1 mirids/tree, population densities observed in this study were relatively high for *S. singularis*. As a result of extensive damage caused by cacao mirids, the economic threshold for phytosanitary intervention has been fixed at only 0.7 mirid/tree in Cameroon (Decazy & Essono, 1979) and 0.6 mirid/tree in Ghana (Padi & Owusu, 1998). Our results also show that the highest densities were reached in the Bok plot for both years.

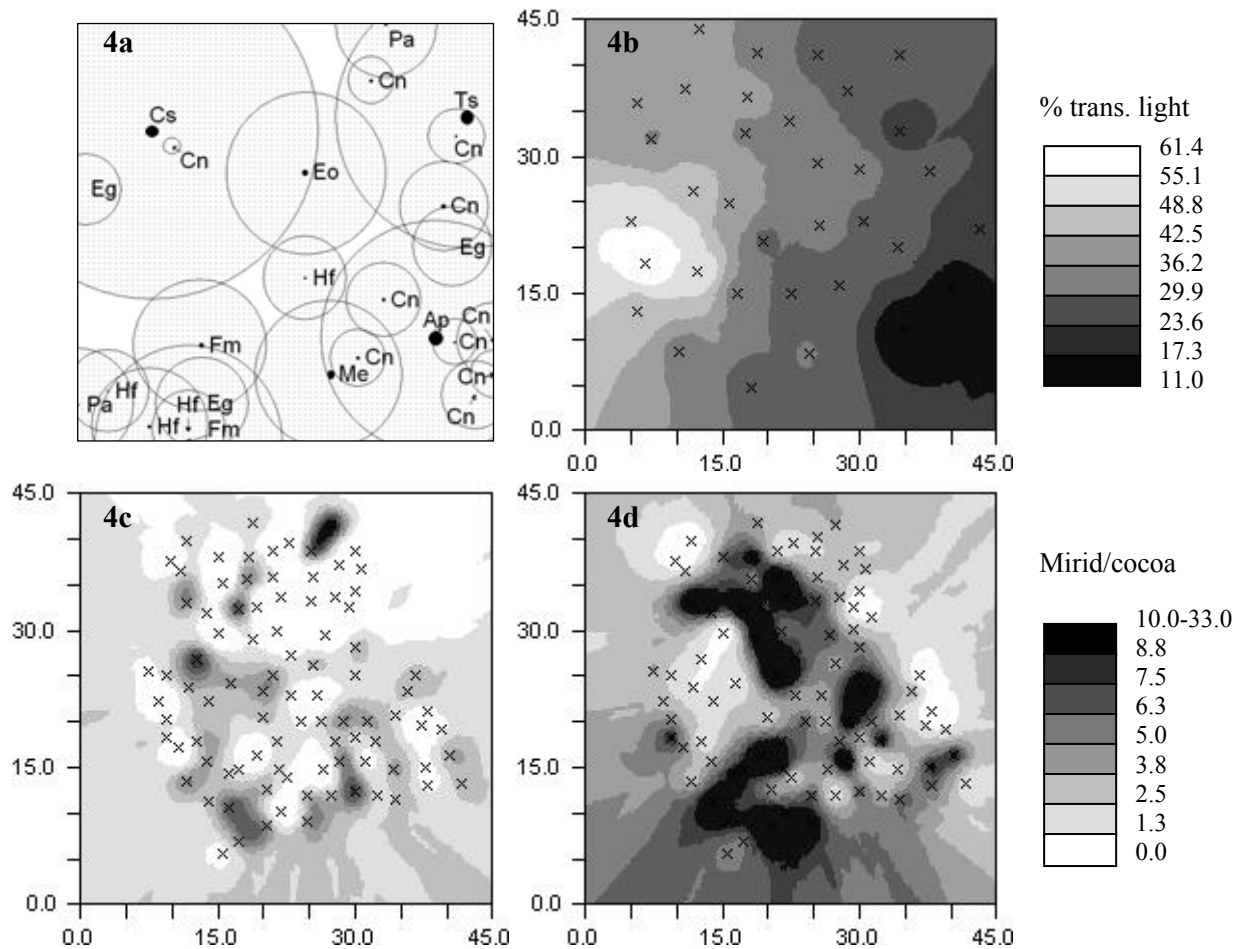


Figure 4: Maps of the Bok plot showing a) the position, basal area and crown cover of the shade trees; b) % light transmitted to the cocoa trees through the canopy; c) kriging maps for spatial distribution of mirid populations for 2006 and; d) for 2007. Crosses indicate the sampling points (hemispherical photos for figure 4b and marked cocoa trees for figures 4c & 4d). Ap: *Amphimas pterocarpoides*, Cs: *Canarium schweinfurthii*, Cn: *Cola nitida*, Eg: *Elaeis guineensis*, Eo: *Eriobroma oblonga*, Fm: *Ficus mucoso*, Hf: *Holarrhena floribunda*, Me: *Milicia excelsa*, Pa: *Persea americana*, Ts: *Triplochiton scleroxylon*.

This result is consistent with previous work, which showed that cocoa plantations in the savannah area of Cameroon are generally more infested than plantations in the forest area (Lavabre, 1960; 1977). The presence of numerous trees of the Malvaceae family, which is known to contain alternative host plants of *S. singularis* like *C. nitida*, could also explain the high mirid densities in the Bok plot. Two plots had higher mirid densities in 2007 compared with 2006. These results seem to indicate that the colonization conditions were more suitable in 2007 for these plots. The destruction of natural enemies, especially ants, by the first insecticide treatment (2006) is thought to explain this phenomenon. However,

as this effect was not observed in the Oba plot more research is needed to ascertain whether this is true or not. The role of ant communities on population dynamics of *S. singularis* is currently under investigation.

The results of this study show that mirids were highly aggregated in the plots, which is consistent with previous research (Youdeowei, 1965; Lotodé, 1969; Nwana & Youdeowei, 1978). However, in previous studies, an index of aggregation was calculated according to Taylor's law (1961). This index can only be estimated by collecting data from different populations that differ in density. Therefore, this index can not be used to assess differences in dispersion between populations (Elkinton, 1993). Conversely, the index of dispersion k enabled comparison of the different plots for mirid aggregation. Thus, the k value displayed considerable variability in our study. A similar result was found for the coffee tree bug *Antestiopsis orbitalis* (Pentatomidae), with a k value varying from 1.16 to 5.36 (Cilas *et al.* 1998). Elkinton (1993) suggested that the increase in the density of an insect is usually accompanied by a change in its distribution mode and, consequently, its degree of aggregation. This theory could be illustrated by the Bok plot, where densities were very high and aggregation not as marked as in the other two plots.

An analysis of the semivariograms and kriging maps also clearly revealed that *S. singularis* was not randomly distributed in the study plots. Gaussian type semivariograms were characteristic of plots containing small infested zones involving fewer than ten cocoa trees. On the other hand, exponential type variograms were characteristic of plots with adjacent groups of 20 to 30 infested cocoa trees. These groups had fuzzier contours, revealing infestation gradients reaching more than ten metres, in keeping with the high ranges of spatial dependence. Williams (1953) defined a mirid pocket as "a small area of severely damaged trees which stands out in sharp contrast to the surrounding healthy cocoa". Youdeowei (1971) used the term mirid pockets for groups of around twenty infested adjacent cocoa trees. On the kriging maps of the Ngo and Oba plots such mirid pockets were clearly delimited. Since the Bok plot was almost totally infested, mirid pockets were not so easy defined.

The results show that mirid pockets generally appeared in zones where the percentage transmitted light reaching the cocoa trees was at its highest. However, cocoa trees deprived of shade display light and microclimatic conditions unsuitable for nymphal development. Indeed, cocoa mirids display negative phototropism during nymphal development (Madge,

1968; Youdeowei, 1971). Furthermore, direct sunlight and wind lead to considerable variations in temperature and relative humidity, which can kill larvae through desiccation (Gibbs *et al.*, 1968; Nwana & Youdeowei, 1976). However, flush intensity is greater on cocoa trees exposed to sunlight than on trees in a shaded zone (Boyer, 1970) and it is hypothesized that the distribution of *S. singularis* may also or rather be linked to food availability. Research is currently underway to assess the impact of cocoa tree phenology and cocoa canopy microclimatic conditions on nymphal development, survival and fecundity of *S. singularis*.

Characterization of plot shade shows that cocoa was grown in combination with a large number of fruit and forest tree species. The planting densities and cover of the associated trees were highly variable. This resulted in very heterogeneous shade conditions for cocoa trees, which were conducive to the formation of mirid pockets. Our results suggest that large forest trees had a tendency to homogenize exposure to sunlight in plots. Their existence is therefore desirable provided they do not compete with cocoa trees for water and nutrients, and that they are not host plants for cocoa pests and diseases (Wood, 1985). The very high mirid densities obtained in the Bok plot and the related mirid spatial distribution are likely due to the presence of numerous trees belonging to the family of the Malvaceae, which is known to contain host plants of mirids (Entwistle, 1972). For example, kola trees (*Cola sp.*) are often grown in traditional agroforests as they provide farmers with an additional income (Sonwa *et al.*, 2007). However, they are host plants for mirids and could be infestation foci. Yet, little is known about the biology of mirids on kola trees. If present in cocoa plantations, they probably require regular insecticide treatments.

Fruit trees like *Mangifera indica* (Anacardiaceae), *Dacryodes edulis* (Burseraceae), *P. americana* and *Citrus* sp. provide dense although less extensive shade compared to remnant forest trees. Such trees could be planted uniformly in the plantation but at a low density to avoid excessive shading. Excessive shade can increase the severity of diseases, such as black pod rot, caused by *Phytophthora megakarya*, which causes considerable production losses in Cameroon (Nyassé *et al.*, 1999; Ndoumbè-Nkeng & Sache, 2003). Pruning of the lower branches of trees is therefore advisable in order to provide good ventilation in the plantation which reduces the impact of black pod (Lass, 1985). Thus, to be effective, shade management strategies have to find a balance between shade conditions

unfavourable for both mirids and black pod. Finding this balance requires a better understanding of the effect of shade on mirids and diseases. The results presented here provide one part of the equation whereas a detailed study on the effect of shade on disease epidemiology is currently underway.

To our knowledge this is the first time that a quantifiable link between light intensity at cocoa canopy level and mirid presence has been established. It is not the absolute light intensity but the relative light intensity that determines the spatial distribution of populations. Thus, the recommendation for homogenous shade to reduce the impact of mirid damage has been validated by this study. However, when population pressures are high other factors come into play which interacts with the spatial distribution of mirids. Moreover, as shade also impacts production as well as cocoa diseases, further studies should focus on the interactions between shade, diseases, pests and the cocoa tree itself in order to ensure sustainable cocoa production in these diverse agroforests in Cameroon.

Acknowledgements

This work has been supported by the French Ministry of Foreign Affairs through their REPARAC project and by the ATP Caresys of the *Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement* (CIRAD). We are particularly grateful to the staff at the *Institut de Recherche Agricole pour le Développement* (IRAD), notably Dr. Salomon Nyassé and Dr. Luc Dibog, for their support and hospitality. We would like to thank MM. Sébastien Junior Zomo, Victor Ondo, Benoît Owona and Maurice Douandji, along with Miss Marie-Madeleine Soppi Koum for their help with field work. We are grateful to the staff of the Cameroon National Herbarium for their assistance with the identification of the shade tree species, and to Peter Biggins for the English translation.

References

- Addinsoft (2007) XLSTAT version 2007.6. Copyright © 2007: Addinsoft SARL, Paris, France.
- Anscombe, F.J. (1949) The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics*, **5**, 165-173.
- Babin, R., Bisseleua, B. H. D., Dibog, L. & Lumaret, J.P. (2008) Rearing method and life table data for the cocoa mirid bug *Sahlbergella singularis* Haglund (Hemiptera: Miridae). *Journal of Applied Entomology*, **132**, 366-374.
- Bellow, J.G. & Nair, P.K.R. (2003) Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology*, **114**, 197-211.
- Boyer, J. (1970) Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers au Cameroun. *Café Cacao Thé*, **14**, 189-199.
- Cilas, C., Bouyjou, B. & Decazy, B. (1998) Frequency and distribution of *Antestiopsis orbitalis* Westwood (Hem., Pentatomidae) in coffee plantations in Burundi : implications for sampling techniques. *Journal of Applied Entomology*, **122**, 601-606.
- Collingwood, C. A. (1977) African mirids. *Les Mirides du Cacaoyer* (ed. by E. M. Lavabre), pp. 71-83. G-P. Maisonneuve et Larose, Paris.
- Crowdy, S. H. (1947) Observations on the pathogenicity of *Calonectria rigidiuscula* (Berk. & Br.) Sacc. on *Theobroma cacao* L. *The Annals of Applied Biology*, **34**, 45-59.
- Decazy, B. & Essono, B. (1979) Tests de contrôle d'infestation et traitements anti-mirides. *Café Cacao Thé*, **23**, 35-41.
- Dounias, E. & Hladik, C. M. (1996) Les agroforêts Mvae et Yassa du Cameroun littoral: fonctions socioculturelles, structure, composition floristique. *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement* (ed.

- by C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A Koppert and A Froment), pp. 1103-1126. UNESCO, Paris.
- Elkinton, J. S. (1993) *Insect Population Ecology, an African Perspective*. ICIPE Science Press, Nairobi, Kenya.
- Entwistle, P.F. (1972) *Pests of Cocoa*. Longman Group Ltd, London.
- Franzen, M. & Borgerhoff Mulder, M. (2007) Ecological, economic and social perspectives on cocoa production worldwide. *Biodiversity Conservation*, **16**, 3835-3849.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gibbs, D.G., Pickett, A.D. & Leston, L. (1968) Seasonal population changes in cocoa capsids (Hemiptera: Miridae) in Ghana. *Bulletin of Entomological Research*, **58**, 279-293.
- Idowu, O.L., Olejade, K.T.M. & Adebola, P.O. (2001) Cocoa IPM research and implementation in Nigeria. *Proceedings of the West Africa Regional Cocoa IPM Workshop* (ed. by J. Vos and P. Neuenschwander), pp. 67-70. CPL Press, Cotonou, Benin.
- Isaac, M.E., Timmer, V.R. & Quashie-Sam, S.J. (2006) Shade tree effects in an 8-year-old cocoa agroforestry system: biomass and nutrient diagnosis of *Theobroma cacao* by vector analysis. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, **78**, 155-165.
- Laird, S.A., Leke Awung, G., Lysinge, R.J. (2007) Cocoa farms in the Mount Cameroon region: biological and cultural diversity in local livelihoods. *Biodiversity Conservation*, **16**, 2401-2427.
- Lass, R.A. (1985) Diseases. *Cocoa* (ed. by G.A.R.Wood and R.A.Lass), pp. 265-365. Longman, London.

- Lavabre, E.M. (1960) Recherches sur une méthode économique de contrôle des mirides du cacaoyer. *Café Cacao Thé*, **4**, 16-25.
- Lavabre, E.M. (1977) Variations saisonnières des populations. *Les Mirides du Cacaoyer* (ed. by E. M. Lavabre), pp. 155-170. G-P. Maisonneuve et Larose, Paris.
- Losch, B., Fusillier, J.L. & Dupraz, P. (1991) *Stratégies des producteurs en zone caféière et cacaoyère du Cameroun. Quelles adaptations à la crise ?* Collection DSA n°12, DSA-CIRAD, Montpellier, France.
- Lotodé, R. (1969) Etude statistique de l'évolution d'une population de Mirides. *Café Cacao Thé*, **13**, 216-220.
- Madge, D.S. (1968) The behaviour of the cocoa mirid (*Sahlbergella singularis* Hagl.) to some environmental factors. *Bulletin of the Entomological Society of Nigeria*, **1**, 63-70.
- Mpé, J.M. (2001) Integrated management of cocoa mirids in Cameroon. *Proceedings of the West Africa Regional Cocoa IPM Workshop* (ed. by J. Vos and P. Neuenschwander), p. 39. CPL Press, Cotonou, Benin.
- Ndoubè-Nkeng, M. & Sache, I. (2003) Lutte contre la pourriture brune des cabosses du cacaoyer au Cameroun. *Phytoma, La défense des végétaux*, **562**, 26-32
- N'Guessan, F.K. & Coulibaly, N. (2000) Dynamique des populations de mirides et de quelques autres déprédateurs du cacaoyer dans la région ouest de la Côte d'Ivoire. *Proceedings of the 13th International Cocoa Research Conference*, pp.425-435. Cocoa Producer's Alliance, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia.
- Nwana, I.E. & Youdeowei, A. (1976) The effect of relative humidity on the development and survival of the pre-imaginal stages of *Bathycoelia thalassina* (H-S) (Pentatomidae) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Miridae) in Nigeria. *Journal of Natural History*, **11**, 445-449.
- Nwana, I.E. & Youdeowei, A. (1978) The spatial distribution of three species of Heteroptera on a cocoa farm in Ibadan, Nigeria. *Nigerian Journal of Entomology*, **3**, 27-33.

- Nyassé, S. Grivet, L., Risterucci, A.M., Blaha, G., Berry, D., Lanaud, C. & Despréaux, D. (1999) Diversity of *Phytophthora megakarya* in Central and west Africa revealed by isozyme and RAPD markers. *Mycological Research*, **103**, 1225-1234.
- Padi, B. & Owusu, G.K. (1998) Towards an integrated pest management for sustainable cocoa production in Ghana. *Proceedings of the 1st Sustainable Cocoa Workshop*, pp 7-15. Panama.
- Padi, B., Downham, M., Farman, D. & Sarfo, J.E. (2000) Evidence of sex attractants in the cocoa mirids *Distantiella theobroma* (Dist.) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Heteroptera: Miridae) in field-trapping experiments. *Proceedings of the 13th International Cocoa Research Conference*, pp.395-400. Cocoa Producer's Alliance, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia.
- Padi, B., Ackonor, J.B. & Opoku, I.Y. (2001) Cocoa IPM research and implementation in Ghana. *Proceedings of the West Africa Regional Cocoa IPM Workshop* (ed. by J. Vos and P. Neuenschwander), pp. 54-62. CPL Press, Cotonou, Benin.
- Philpott, S.M. & Armbrrecht, I. (2006) Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, **31**, 369-377.
- Robertson, G.P. (2008) *GS⁺: Geostatistics for the Environmental Sciences*. Gamma Design Software, Plainwell, Michigan USA.
- Santoir, C. & Bopda, A. (1995) *Atlas régional Sud-Cameroun*. Orstom, Paris.
- SAS Institute (1987) *SAS user's guide: Statistics, version 9.1.3*. SAS Institute, Cary, NC.
- Schroth, G. & Harvey, C.A. (2007) Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodiversity Conservation*, **16**, 2237-2244.
- Sonwa, D.J., Nkongmeneck, B.A., Weise, S.F., Tchatat, M., Adesina, A.A. & Janssens, M.J.J. (2007) Diversity of plants in cocoa agroforests in the humid forest zone of Southern Cameroon. *Biodiversity Conservation*, **16**, 2385-2400.

- Sounigo, O., Coulibaly, N., Brun, L., N'Goran, J., Cilas, C. & Eskes, A.B. (2003) Evaluation of resistance of *Theobroma cacao* L. to mirids in Côte d'Ivoire: results of comparative progeny trials. *Crop Protection*, **22**, 615-621.
- Taylor, L.R. (1961) Aggregation variance and the mean. *Nature*, **189**, 732-735.
- Torquebiau, E. (2007) *L'agroforesterie. Des arbres et des champs*. L'Harmattan, Paris.
- Williams, G. (1953) Field Observations on the Cacao Mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast, I. Mirid Damage. *Bulletin of Entomological Research*, **44**, 101-119.
- Wessel, M. (1985) Shade and nutrition. *Cocoa* (ed. by G.A.R. Wood and R.A. Lass), pp. 166-194. Longman, London.
- Wood G.A.R. (1985) Establishment. *Cocoa* (ed. by G.A.R. Wood and R.A. Lass), pp. 119-165. Longman, London.
- Youdeowei, A. (1965) A note on the spatial distribution of the cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. in a cocoa farm in Western Nigeria. *Nigerian Agricultural Journal*, **2**, 66-67.
- Youdeowei, A. (1971) Studies on the pattern of distribution of the cacao capsid, *Sahlbergella singularis* Hagl., in relation to light intensity in an isolated plot of cacao, *Theobroma cacao* L. *Journal of the West African Science Association*, **16**(1), 5-12.
- Youdeowei, A. (1977) Behaviour and Activity. *Les Mirides du Cacaoyer* (ed. by E. M. Lavabre), pp. 223-236. G-P. Maisonneuve et Larose, Paris.

3. Discussion et conclusion

Cette étude a montré d'une part que les populations de mirides sont fortement agrégées dans les plantations, où elles peuvent occuper des groupes d'une vingtaine de cacaoyers. Ces derniers ont été assimilés à des « poches à mirides » décrites par le passé comme des foyers d'infestation extrêmement préjudiciables aux plantations. La caractérisation de l'ombrage des parcelles a révélé des conditions d'ensoleillement très hétérogènes dues à la présence dans les parcelles d'une variété importante d'arbres fruitiers et forestiers, dont les dimensions et les densités de plantation se sont révélées extrêmement variables. En outre, nos résultats ont montré que la présence des grands arbres forestiers avait tendance à homogénéiser les conditions d'ensoleillement des plantations. Enfin, notre étude a montré que les poches à mirides étaient localisées dans les zones où l'ensoleillement des cacaoyers était maximal dans la plantation. Ainsi, il semblerait que les densités de mirides ne soient pas directement déterminées par la quantité de lumière qui parvient aux cacaoyers mais par le contraste qui existe entre les zones d'ombre et les trous de lumière.

Ces résultats semblent corroborer l'hypothèse que nous avons formulée au chapitre précédent : les grands arbres forestiers limitent la formation des poches à mirides consécutive à l'apparition de trous de lumière dans les plantations. Il est donc recommandé de les planter en association avec le cacaoyer. Toutefois, des précautions doivent être prises : ces arbres ne doivent pas entrer en compétition avec les cacaoyers pour l'eau ou les nutriments et ils ne doivent pas héberger eux-mêmes les mirides. Nos résultats ont en effet montré que la parcelle de loin la plus infestée présentait un grand nombre d'arbres de la famille des Malvaceae, famille réputée pour renfermer les hôtes alternatifs de *S. singularis*. Les colatiers (*Cola* spp.) notamment sont régulièrement associés aux cacaoyers alors qu'ils hébergent *S. singularis*. Il existe peu d'information sur la biologie des mirides sur leurs plantes hôtes alternatives et une étude est à entreprendre pour pallier cette insuffisance.

Chapitre V : Synthèse, discussion et recommandations

Chapitre V : Synthèse, discussion et recommandations

1. Introduction

Le miride du cacaoyer *Sahlbergella singularis* est le principal insecte ravageur du cacaoyer au Cameroun. Depuis le début des années 1990, période à laquelle la crise économique a mis fin aux campagnes de traitements insecticides en régie, ce ravageur connaît une recrudescence qui met en danger le verger camerounais. Il apparaît en effet que les recommandations de la recherche agronomique en matière de lutte contre les mirides ne sont plus adaptées au contexte socio-économique qui prévaut depuis la crise. Depuis cette période, de nouvelles méthodes de lutte sont explorées dont la principale, la lutte variétale, fait appel à la résistance naturelle du cacaoyer aux mirides. Pourtant, ces recherches ne sont pas suffisamment avancées aujourd'hui pour proposer une réelle alternative à la lutte chimique. Il semble en outre que ces recherches ne s'appuient pas sur une connaissance suffisamment approfondie de la biologie et de l'écologie du ravageur pour aboutir à des stratégies de lutte adaptées aux conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer au Cameroun.

Depuis le développement de l'outil informatique, de nombreux travaux de recherche consacrés à la lutte contre les insectes ravageurs font appel à la modélisation. Cet outil permet de prédire les infestations en fonction de facteurs environnementaux. Une telle approche doit être envisagée pour les mirides du cacaoyer afin d'optimiser la lutte contre ces ravageurs. Toutefois, elle nécessite une connaissance exhaustive des traits d'histoire de vie de l'espèce (cycle de développement, comportements, démographie), mais également des facteurs du milieu de vie de l'insecte et des mécanismes des interactions entre ces facteurs et les populations du ravageur.

Ainsi, un effort supplémentaire doit être consacré à l'amélioration des connaissances de la biologie et de l'écologie de *S. singularis*, particulièrement dans les systèmes complexes de culture du cacaoyer, qui sont encore méconnus bien que largement répandus au Cameroun. C'est dans le but de contribuer à cet effort que nous avons mené les travaux présentés dans cette thèse.

Nous avons consacré le présent chapitre au rappel des principaux résultats obtenus et à l'analyse de leur portée dans la perspective de l'amélioration de la lutte contre les mirides du cacaoyer. Ce chapitre est articulé autour de 3 questions de recherche principales :

- Quels sont les mécanismes démographiques impliqués dans la dynamique spatio-temporelle de *S. singularis* ?
- Quels sont les facteurs qui influencent la dynamique spatio-temporelle de *S. singularis* ?
- Comment améliorer en conséquence les recommandations de lutte contre les mirides ?

2. Mécanismes démographiques impliqués dans la dynamique des populations

2.1. Densités de populations

Dans notre étude, nous avons utilisé deux méthodes distinctes pour évaluer les densités de populations. La première, présentée dans le chapitre III, consistait à explorer chaque semaine le tronc et les branches des cacaoyers entre le sol et deux mètres de hauteur. La densité était la somme des effectifs hebdomadaires sur une année. La deuxième méthode, présentée dans le chapitre IV, consistait à lessiver les cacaoyers à l'aide d'un insecticide et à collecter les individus morts sur des bâches étalées sous les cacaoyers préalablement au traitement. Cette évaluation était conduite au moment du pic théorique des populations et donnait donc une mesure relativement exhaustive des densités maximales pendant l'année. Les deux méthodes ont donné des résultats assez similaires, avec des densités généralement inférieures ou avoisinant 1 miride/cacaoyer. Le site de Bokito a cependant présenté des parcelles nettement plus infestées que la moyenne, avec des densités supérieures à 2 mirides/cacaoyer et atteignant même 5 à 6 mirides/cacaoyer pour certaines parcelles. De telles densités sont exceptionnelles au Cameroun. Au Ghana, Williams (1954) estime que les densités normales atteintes au niveau du pic de pullulation sont d'environ 2500 mirides/ha, soit environ 2 mirides/cacaoyer si l'on considère les densités de plantations recommandées. Plus tard, Gibbs *et al.* (1968) obtiennent des densités maximales de 7000 mirides/ha, soit environ 6 mirides/cacaoyer. Par conséquent, nos résultats sont en accord avec les résultats obtenus par le passé et confirment que les mirides sont généralement présents à de faibles densités sur le cacaoyer.

Ces faibles densités pourraient s'expliquer par le fait que *S. singularis* est une espèce à croissance lente. En effet, le calcul des tables de vie a révélé que la population d'élevage, bien que maintenue dans des conditions favorables, avait une capacité de développement

relativement faible. Ainsi, il fallait en moyenne deux mois pour qu'une nouvelle génération d'adultes apparaisse à partir de la génération d'adultes précédente. En outre, le temps de doublement de la population a été estimé à 15 à 25 jours, ce qui est relativement long en comparaison avec certaines espèces d'insectes ravageurs particulièrement prolifiques dont les populations peuvent doubler en 2 à 3 jours (Elkinton, 1993). Dans nos conditions expérimentales, la survie des larves s'est avérée particulièrement élevée (environ 90 %) et la fécondité des femelles globalement faible (entre 5 et 90 larves/femelle environ), bien que relativement élevée en comparaison avec les données de la littérature (voir tableau 1.3). Ainsi, il apparaît que le faible taux d'accroissement que nous avons obtenu s'explique principalement par une fécondité faible des femelles. Il est évident que la survie des larves a été surestimée dans notre étude car le dispositif d'élevage leur assurait une alimentation optimale tout en les protégeant de leurs ennemis naturels. Toutefois, nos résultats nous permettent d'émettre l'hypothèse que les faibles densités des populations naturelles de *S. singularis* sur le cacaoyer résultent davantage d'une fécondité réduite des femelles que d'une mortalité embryonnaire et larvaire importante.

Certains traits d'histoire de vie de l'espèce semblent appuyer cette hypothèse : (i) les œufs sont insérés dans les tissus de l'hôte et sont ainsi protégés des fortes variations climatiques et des ennemis naturels, qui sont d'ailleurs peu nombreux à ce stade ; (ii) les larves ont un aspect cryptique et sont lucifuges ce qui les protège également de leurs ennemis naturels, mais ralentit considérablement leur développement puisqu'elles se cachent et ne s'alimentent pas une bonne partie de la journée. Ces différents caractères optimisent la survie des stades immatures de *S. singularis* dans la nature, mais ils ont un coût adaptatif qui suggère qu'ils sont des composantes de la stratégie évolutive de l'espèce. Les mirides, bien que présents à de faibles densités, provoquent la destruction de la frondaison des cacaoyers et donc de leur ressource alimentaire. Bruneau de Miré (1970) suggère ainsi que la chute des populations observée en saison sèche serait due principalement aux dégâts des mirides eux-mêmes. On peut ainsi supposer que la compétition pour la ressource alimentaire ait conduit l'espèce à adopter une stratégie de survie favorisant une descendance peu nombreuse, associée à une survie optimale des stades immatures.

2.2. Variations saisonnières

Les populations naturelles de *S. singularis* connaissent dans les plantations des variations saisonnières marquées, relativement bien connues au Cameroun (Lavabre, 1960 ; Bruneau

de Miré, 1970). Nos résultats ont montré que les capacités de développement de notre population d'élevage variaient en accord avec ces fluctuations. Par exemple, le temps de doublement de la population d'élevage était d'environ 15 jours à une période où les populations naturelles croissent rapidement. En revanche, il était de 25 jours au moment où les populations connaissent une récession importante dans la nature. Les paramètres démographiques liés au développement larvaire ont montré peu de variabilité. Au contraire, la survie et la fécondité des femelles se sont avérées extrêmement variables. Ces résultats suggèrent que les paramètres de reproduction ont un rôle prépondérant dans les mécanismes démographiques impliqués dans la dynamique temporelle des populations naturelles. Ainsi, la croissance rapide des populations observée entre le mois de mai et le mois d'août serait en partie due à de fortes capacités reproductives des femelles. Quant à la chute des densités observées à partir du mois d'octobre, elle résulterait notamment d'une durée de vie plus courte et d'une fécondité réduite des femelles.

Par ailleurs nos résultats ont montré que les femelles pondent pendant toute leur vie d'adulte, c'est-à-dire pendant 30 à 50 jours dans les conditions de notre élevage. Ce mode de reproduction, qualifié d'itérocare, est une constante chez les insectes de la famille des Miridae (Wheeler, 2001). Il a des conséquences importantes sur le potentiel de développement de l'espèce. En effet, ce mode de reproduction implique que les capacités reproductives des femelles sont sensibles aux variations des facteurs du milieu pendant 1 à 2 mois. Nous verrons par la suite quels sont les facteurs impliqués dans ces processus.

2.3. Distribution spatiale

Les densités de populations se sont avérées extrêmement variables entre les cacaoyers d'une même parcelle. En particulier, l'étude de la distribution spatiale de *S. singularis* en plantation a révélé des variations allant de 0 à 10 mirides/cacaoyer, voire 0 à 30 mirides/cacaoyer pour la parcelle la plus infestée. Ces résultats laissent présager une distribution des mirides de type agrégatif ; nous l'avons démontré par l'ajustement à une loi binomiale négative de la distribution des densités par cacaoyer. Le calcul de l'index de dispersion (k), qui permet ce mode d'analyse, a montré d'une part que les larves étaient plus agrégées que les adultes et, d'autre part, que le degré d'agrégation était inversement proportionnel à la densité moyenne des populations pour la parcelle. Le calcul des semivariogrammes et la réalisation de cartes de distribution par krigeage ont révélé que l'infestation des parcelles était spatialement structurée. En effet, la majeure partie des

cacaoyers étaient indemnes de mirides alors qu'un ou plusieurs groupes de 10 à 30 cacaoyers adjacents présentaient des densités élevées de mirides. Nous avons assimilé ces groupes de cacaoyers à des « poches à mirides » décrites dans le détail par le passé (Williams, 1953a ; Youdeowei, 1971). En outre, des gradients d'infestation ont été matérialisés à la périphérie de ces poches à mirides. Ces gradients étaient d'autant plus étendus que le nombre de cacaoyers impliqués dans les poches à mirides était important.

L'ensemble de ces résultats suggèrent que l'infestation des parcelles pourrait résulter du développement d'une population à partir de foyers d'infestation localisés dans des zones particulièrement favorables au développement des mirides. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer la formation de ces foyers : (i) lors de la ponte, la femelle disperse ses œufs de manière aléatoire dans la parcelle et la population ne se développe que sur les cacaoyers offrant aux larves des conditions optimales pour leur développement ; (ii) lors de la ponte, la femelle dépose ses œufs sur les cacaoyers présentant des conditions optimales pour le développement des larves. A la suite de l'étude des paramètres démographiques de *S. singularis*, nous avons envisagé que cette espèce pouvait avoir adopté une stratégie évolutive axée sur une descendance peu nombreuses et une survie optimale des stades immatures. Cette supposition vient appuyer la seconde hypothèse que nous avons formulée : pendant la ponte, la femelle dépose ses œufs sur les cacaoyers qui fourniront à sa descendance des conditions optimales de développement. Cette hypothèse implique que certains facteurs, dont nous parlerons par la suite, stimulent les femelles pendant la phase de ponte et déterminent ainsi leur choix pour certains cacaoyers. La survie des larves est ainsi optimisée et la population se développe sur ces cacaoyers. Les larves sont généralement peu mobiles et il est probable qu'une forte compétition pour la ressource alimentaire s'instaure et pousse certaines larves à se déplacer sur les cacaoyers adjacents, ce qui expliquerait les gradients d'infestation que nous avons observés.

3. Influence des facteurs agro-écologiques sur la dynamique spatio-temporelle

3.1. A l'échelle de la région

3.1.1. Influence du paysage

L'étude des densités des populations de *S. singularis* dans les plantations de la région Centre a révélé que cette espèce est présente sur le cacaoyer dans des milieux très divers, allant de la savane arbustive à la forêt équatoriale en passant par le verger d'arbres

fruitiers. Les connaissances acquises par le passé suggèrent que *S. singularis* est une espèce originaire de la forêt équatoriale, où elle se développe aux dépens d'arbres de la famille des Malvaceae (selon la classification phylogénétique) (Entwistle, 1972). Nos résultats montrent que ce ravageur possède des capacités d'adaptation importantes et que la seule présence du cacaoyer suffit probablement à l'émergence et au développement de populations dans les plantations. Le colatier est une espèce régulièrement associée au cacaoyer dans la région Centre du Cameroun, y compris en zone de savane. Il est connu pour héberger des populations importantes de *S. singularis* et, d'après certains auteurs, il pourrait être impliqué dans l'introduction du ravageur dans l'ensemble des zones de culture du cacaoyer en Afrique (Piart, 1977b). Notre étude de la distribution spatiale des mirides en plantation a révélé des densités anormalement élevées dans une parcelle renfermant de nombreux colatiers. Il est envisageable que la présence de colatiers soit un facteur aggravant de l'infestation mais leur présence ne semble pas indispensable à l'apparition et au développement des populations dans de nouvelles plantations.

Une étude récente que nous avons menée sur le site de Bokito a révélé que des parcelles nouvellement plantées et relativement isolées en pleine savane ont hébergé des populations de *S. singularis* dès la deuxième année (observations personnelles ; non publiées). Ces résultats révèlent chez cette espèce d'importantes capacités de dispersion et de localisation des plantes hôtes. Youdeowei (1972) a démontré que la femelle de *S. singularis* est capable de voler plus d'une heure sans interruption. En outre, la femelle de l'espèce voisine *D. theobroma* serait capable de voler plus d'un kilomètre sans se poser (Leston, 1973a). Ces résultats montrent que les mirides possèdent effectivement des capacités de dispersion importantes. Toutefois, les facteurs impliqués dans la localisation des plantations restent encore largement inconnus.

3.1.2. Influence des facteurs pédoclimatiques

Notre étude a montré qu'à l'échelle de la région Centre le régime des pluies n'influence pas directement les densités de populations de *S. singularis*. Ainsi, les écarts climatiques observés entre le nord et le sud de la région, qui se manifestent surtout par une saison sèche plus sévère au nord, ne sont pas suffisants pour jouer un rôle dans la répartition des populations de mirides. Ces résultats ne sont pas surprenants dans la mesure où les plantations que nous avons étudiées étaient localisées entre le 3^{ème} et le 5^{ème} parallèle alors que la limite nord théorique de distribution de l'espèce en Afrique de l'ouest est le 9^{ème}

parallèle (Entwistle, 1972). L'espèce est par conséquent capable de vivre dans des régions où les saisons sèches sont nettement plus marquées que dans notre réseau d'expérimentation.

Nos résultats ont montré par ailleurs que les parcelles cultivées sur des sols plus riches en matière organique et de texture plus argileuse étaient plus favorables aux mirides. Nous avons discuté de ces résultats dans le chapitre III et avons soulevé le fait qu'ils sont nouveaux et doivent être considérés avec prudence. Ces résultats font probablement appel à des mécanismes complexes dans lesquels le cacaoyer joue un rôle central. Les connaissances acquises sur les processus démographiques suggèrent que la chute des populations naturelles après la récolte des cabosses (octobre à décembre) serait liée en partie à la baisse des capacités reproductives des femelles induite par une alimentation de moindre qualité. En outre, une compétition accrue pour la ressource alimentaire entraînerait une mortalité importante des larves. A cette période de l'année, les cabosses ont mûri et ont été récoltées et les mirides s'alimentent essentiellement aux dépens des pousses orthotropes (gourmands) et plagiotropes à l'extrémité des branches. Il est envisageable qu'un sol plus riche en matière organique et présentant de bonnes capacités de rétention d'eau en saison sèche favorise le développement végétatif des cacaoyers et contribue ainsi au maintien des populations de mirides. Cette hypothèse demande à être vérifiée par de nouveaux travaux comprenant une étude de l'impact de la physiologie de la plante sur les mirides.

3.1.3. Influence des pratiques culturales

Nos résultats ont montré que les principaux facteurs de variation des densités de *S. singularis* dans la région Centre du Cameroun sont liés aux conditions parcellaires de culture du cacaoyer et particulièrement aux pratiques des planteurs en matière de traitement phytosanitaire, de gestion de l'ombrage et dans une moindre mesure de recours aux variétés hybrides.

Montrer l'influence des traitements insecticides sur les populations de mirides s'est avéré particulièrement complexe du fait de la diversité des pratiques des planteurs. La fréquence des traitements a toutefois montré un effet sur les densités des populations de mirides. Ce résultat témoigne d'une efficacité certaine des pratiques, pourtant fortement éloignées des recommandations de la recherche agricole. Nous discuterons par la suite des conséquences de tels résultats en termes de recommandations.

Notre étude a révélé que l'ombrage est un facteur déterminant du degré d'infestation des parcelles par les mirides. Nos résultats ont montré que les populations de mirides étaient affectées à la fois par l'importance de la canopée d'ombrage et par sa structure. En effet, les systèmes agroforestiers que nous avons étudiés se sont avérés extrêmement diversifiés, de nombreuses espèces ligneuses forestières ou fruitières étant associées au cacaoyer, avec pour conséquence une variabilité importante des conditions d'ombrage des parcelles. Nos observations de la structure de l'ombrage en plantation nous ont conduits à distinguer l'ombrage forestier de l'ombrage de fruitiers. Nos analyses ont par la suite confirmé que ces deux types d'ombrage étaient bien différents : l'ombrage forestier est fourni par des arbres de grande taille dont la ramure couvre uniformément de grandes surfaces des plantations. En revanche, l'ombrage de fruitiers, bien que parfois plus intense, affecte généralement des surfaces de plantations plus limitées. Ainsi, l'ombrage forestier a tendance à homogénéiser les conditions d'ensoleillement des parcelles, au contraire des arbres fruitiers qui semblent contribuer à l'émergence de forts contrastes d'ensoleillement dans les plantations. Ainsi, nous avons émis l'hypothèse que l'ombrage forestier pouvait limiter la formation de trous de lumière propices à l'apparition des poches à mirides.

Notre étude a également montré que le recours aux variétés hybrides sélectionnées et distribuées aux planteurs dans les années 1970 semblait favoriser le développement des populations de mirides. Certains arguments ont été avancés qui tendent à soutenir ce résultat : en premier lieu, les planteurs eux-mêmes jugent généralement ces variétés plus sensibles aux maladies et ravageurs ; en second lieu, ces hybrides présentent dans leur ascendance certains parents dont la sensibilité aux mirides s'est avérée particulièrement marquée. Ces variétés hybrides, parce qu'elles sont issues de croisements impliquant de nombreux parents d'origine génétique différente, présentent une diversité phénotypique nettement plus importante que les variétés de type Amelonado. Ce fait est particulièrement bien illustré par la figure 3.3 (chapitre III), qui montre la grande diversité de forme et de couleur des cabosses issues des variétés hybrides. Mais cette diversité se traduirait également par un étalement significatif de la période de fructification et de croissance végétative dans les parcelles plantées de variétés hybrides (Efombagn Mousseni, 2008). Cette particularité pourrait expliquer le fait que les parcelles plantées d'hybrides présentent des densités de mirides plus importantes. En effet, l'étalement de la période de fructification pourrait fournir aux femelles des sites de ponte et d'alimentation pendant une

période plus longue de l'année et ainsi contribuer au développement d'une population plus abondante.

3.2. A l'échelle de la parcelle

A la suite de l'étude de la structure spatiale des populations de mirides en plantation, nous avons émis l'hypothèse que la naissance des poches à mirides pourrait être liée au comportement de ponte des femelles qui, stimulées par certains facteurs, choisiraient comme sites de ponte certains cacaoyers présentant des conditions optimales pour le développement de leur descendance. Or nos résultats ont clairement montré que les populations de mirides se rencontrent principalement dans les zones des plantations où l'ensoleillement est maximal. Ainsi, l'ensoleillement des cacaoyers serait un facteur prépondérant de l'apparition et du développement des populations de mirides.

Certains traits d'histoire de vie propres aux mirides du cacaoyer portent à croire que les mécanismes impliqués dans ce phénomène sont complexes. En premier lieu, les mirides font preuve d'un phototropisme négatif (Madge, 1968) et il est par conséquent contradictoire que les cacaoyers exposés au soleil soient choisis pour héberger la population. En second lieu, les larves de mirides sont particulièrement sensibles à la dessiccation et sont exposées sur les cacaoyers fortement ensoleillés à des variations marquées de température et d'humidité relative (Nwana et Youdeowei, 1976 ; Gibbs *et al.*, 1968). Ainsi les conditions environnementales qui découlent de l'ensoleillement des cacaoyers ne semblent pas favorables à la survie des larves. La présence des populations de mirides dans les zones ensoleillées des plantations ferait plutôt appel à des mécanismes liés à l'alimentation du ravageur. Ainsi, il a été démontré que l'intensité des poussées foliaires est plus élevée sur les cacaoyers exposés au soleil que sur les cacaoyers à l'ombre (Boyer, 1970). Les jeunes pousses de cacaoyer représentent une part importante du régime alimentaire des mirides et la ressource alimentaire serait donc plus abondante sur les cacaoyers exposés au soleil.

Pour échapper aux rayons du soleil et se protéger des fortes variations microclimatiques, les larves ont des mœurs crépusculaires et nocturnes (Entwistle, 1972) et se cachent une bonne partie de la journée. Ce comportement implique un développement plus long et semble indiquer que la qualité de la ressource alimentaire joue un rôle fondamental dans la stratégie évolutive de l'espèce sur le cacaoyer. Il en résulte que l'état physiologique du

cacaoyer est probablement un facteur prépondérant de la dynamique spatiale des mirides dans les plantations.

L'orientation des femelles en phase de ponte vers les cacaoyers des zones ensoleillées ferait appel à des stimuli visuels principalement. Les mécanismes impliqués dans ce comportement pourraient être liés à l'environnement lumineux lui-même. Ainsi, Youdeowei (1971) suggère que lors des vols de reproduction le phototropisme des jeunes adultes est inversé. Mais ces mécanismes pourraient également être liés à la physiologie du cacaoyer. En effet, l'étude des mécanismes biochimiques de la résistance du cacaoyer aux mirides a révélé que certains composés phénoliques, notamment les flavonols, sont attractifs vis-à-vis des mirides (Cros, 1996). Or ces composés sont présents en quantité importante dans les jeunes feuilles de cacaoyer auxquelles ils donnent une couleur vert-jaune, jeunes feuilles qui sont particulièrement abondantes sur les cacaoyers exposés au soleil.

Notons que l'attractivité des cacaoyers localisés dans ces zones ensoleillées pourrait être accentuée par la présence des mirides eux-mêmes. En effet, les dégâts occasionnés par les mirides entraînent des pertes de feuillage qui sont compensées par le cacaoyer par de nouvelles poussées végétatives. Lorsque la frondaison est abîmée, le cacaoyer produit également des gourmands (pousses orthotropes) qui sont particulièrement appréciés par les mirides qui s'y alimentent et y déposent des œufs. Les poches à mirides s'installent donc de manière durable et finissent généralement par entraîner la mort des cacaoyers.

3.3. Dynamique temporelle

L'étude des paramètres démographiques de *S. singularis* a montré que les capacités reproductives des femelles jouent un rôle prépondérant dans la dynamique temporelle des populations naturelles. Nos résultats ont montré que la survie et la fécondité des femelles sont influencées par la phénologie du cacaoyer : les femelles ont montré des capacités de reproduction supérieures pendant la période de fructification et particulièrement pendant la période de croissance des cabosses sur les cacaoyers. En nous appuyant sur les travaux menés chez une espèce proche, *Helopeltis theivora* (Hemiptera : Miridae), nous avons émis l'hypothèse que la qualité nutritionnelle des cabosses en cours de croissance serait supérieure à celle des cabosses mûres.

Toutefois, Bruneau de Miré (1970) a montré que la présence des cabosses sur les cacaoyers n'est pas indispensable au développement des populations naturelles de *S. singularis*. La dynamique temporelle du ravageur ne serait pas influencée par la présence des cabosses elles-mêmes, mais par l'état physiologique des cacaoyers en période de fructification et de croissance végétative, période pendant laquelle la sève serait plus riche et favorable au développement des mirides (Lavabre *et al.*, 1963a ; Bruneau de Miré, 1977).

4. Conséquences en matière de lutte contre les mirides du cacaoyer

Rappelons que la recherche agronomique préconise aujourd'hui la lutte chimique raisonnée, accompagnée de mesures prophylactiques, qui consistent principalement à entretenir une canopée d'ombrage homogène et à éliminer les plantes hôtes alternatives des plantations et les pousses orthotropes des cacaoyers. D'une manière générale, il convient de noter que les résultats que nous avons obtenus ne remettent pas en question ces recommandations. Ainsi, les traitements insecticides doivent conserver un rôle central dans la lutte contre les mirides et certaines pratiques de gestion de l'ombrage et d'entretien des cacaoyers peuvent contribuer à limiter les pullulations. Dans les paragraphes suivants, nous discuterons des connaissances acquises au cours de notre travail, dans l'optique d'améliorer les recommandations de lutte en vigueur, par une meilleure compréhension des mécanismes et des facteurs impliqués dans la dynamique spatio-temporelle de *S. singularis* en plantation.

4.1. Organisation de la lutte chimique

4.1.1. Recommandations en vigueur

Les recommandations de lutte chimique raisonnée ont été formulées dans les années 60 et 70 à la suite de vastes campagnes d'évaluation des populations de mirides visant à décrire leurs variations saisonnières dans la nature. Ces recommandations préconisent un premier traitement à l'atomiseur pendant la période de croissance des populations, en juin-juillet, et un deuxième traitement après la récolte, en novembre-décembre. Les résultats que nous avons obtenus nous amènent à valider ces recommandations.

Un traitement insecticide est plus efficace s'il atteint une population d'insectes à la période de l'année où son potentiel biotique est maximal. Par conséquent, dans le cas de *S. singularis*, la lutte chimique doit être menée en période de croissance des cabosses, entre juin et août au Cameroun. Chez cette espèce, les œufs sont insérés dans les tissus de la

plante hôte et peuvent par conséquent survivre aux traitements. C'est la raison pour laquelle deux applications à trois semaines d'intervalle sont recommandées afin d'éliminer les larves émergeant des œufs ayant résisté à la première application. Étant donné le faible taux de croissance des populations de *S. singularis*, il est probable qu'une période de 3 à 4 mois (2 générations) soit nécessaire pour que le ravageur représente à nouveau un danger pour la plantation.

Le deuxième traitement intervient à une période où le potentiel biotique des populations de mirides est à son minimum. Les cabosses ont mûri et ont été récoltées et le potentiel reproductif des femelles est affecté par une alimentation de moindre qualité. D'autre part, la compétition pour la ressource alimentaire entraîne une mortalité importante des larves. Les populations semblent condamnées. Mais avant de disparaître, elles peuvent causer de graves lésions à la frondaison des cacaoyers en s'attaquant aux jeunes pousses. Le deuxième traitement insecticide, en novembre-décembre, est donc justifié dans la mesure où il a pour objectif de protéger la frondaison des cacaoyers lorsque les mirides s'alimentent aux dépens des poussées végétatives (flushs). Dans les plantations fortement ombragées comme certaines parcelles du site de Ngomedzap par exemple, l'émission de flushs est moins intense. Ce deuxième traitement peut être supprimé, à condition qu'il n'existe pas de trous de lumière dans les plantations et que les pousses orthotropes (gourmands) soient éliminées régulièrement.

Passée cette période, les mirides ne trouvent plus les conditions requises à leur développement, ce qui explique que les populations connaissent une période de latence dans la nature. Toutefois, cette considération doit être nuancée : nos résultats nous ont conduits à émettre l'hypothèse que le recours aux variétés hybrides entraînerait un allongement des périodes de fructification et de développement végétatif dans les plantations et par conséquent fournirait des supports de ponte et d'alimentation permettant aux populations de mirides de se développer en dehors des périodes habituelles de pullulation. Le calendrier de traitements recommandé serait alors inadapté aux plantations de cacaoyers hybrides, dont la protection nécessiterait au moins un traitement supplémentaire 3 à 4 mois après le traitement de fin d'année, soit en février-mars.

Les capacités de dispersion importantes des mirides adultes permettent aux femelles de parcourir de grandes distances afin de déposer leurs œufs sur des sites favorables. Une nouvelle population peut par conséquent apparaître en quelques semaines à partir de femelles ayant migré de parcelles voisines. Il en résulte que les recommandations en

vigueur ne sont valables que si de grandes surfaces (plusieurs hectares) sont traitées en même temps. Elles sont donc particulièrement adaptées aux traitements en régie, tels qu'ils étaient pratiqués jusqu'au début des années 1990. Mais dans le contexte actuel, où la protection des plantations est à la charge des planteurs, l'organisation des traitements est sans aucun doute un facteur déterminant de leur efficacité.

4.1.2. Les pratiques des planteurs

Nos résultats ont montré que malgré la présence des mirides à des densités où ils peuvent engendrer des dégâts importants sur le cacaoyer, les recommandations de lutte chimique sont rarement appliquées par les planteurs. Ainsi les traitements insecticides à l'atomiseur sont rares et généralement effectués en dehors des périodes recommandées. En particulier, les traitements destinés à protéger la frondaison des cacaoyers semblent être déclenchés trop tardivement, probablement lorsque les dégâts de mirides sont visibles. Leur efficacité est par conséquent fortement limitée. En outre, les planteurs font fréquemment appel à des traitements mixtes, qui consistent en l'application à l'aide d'un pulvérisateur d'un mélange d'un insecticide et du fongicide utilisé pour la protection des cabosses contre la pourriture brune. Nos résultats ont montré que l'organisation des traitements mixtes est calquée sur les recommandations de lutte contre la pourriture brune et qu'elle ne tient compte, en aucune façon, des recommandations de lutte contre les mirides. Par ailleurs, le fait que ces traitements soient souvent appliqués de manière répétée (parfois deux fois par mois) pendant l'ensemble de la période de fructification, implique qu'ils présentent un réel danger pour la faune auxiliaire et qu'ils affectent probablement la qualité sanitaire des fèves en matière de résidus de pesticides.

Deux causes principales ont été avancées pour expliquer le fait que les planteurs n'appliquent pas les recommandations : (i) les contraintes économiques rencontrées par les planteurs ne leur permettent pas d'investir individuellement dans le matériel et les produits nécessaires aux traitements ; (ii) un déficit important en matière de vulgarisation ne permet pas aux planteurs d'être informés des bonnes pratiques en matière de lutte contre les mirides.

Malgré ces contraintes, nos résultats révèlent une certaine efficacité des traitements insecticides qui semblent limiter les populations de mirides. Par conséquent, il convient de déterminer en quoi les pratiques actuelles des planteurs peuvent améliorer les recommandations en vigueur.

En premier lieu, l'organisation collective de la lutte contre les mirides est une réponse adaptée aux contraintes financières rencontrées par les planteurs : le matériel et les produits insecticides sont achetés par un groupement de planteurs et les traitements sont assurés par une « brigade phytosanitaire » en suivant les recommandations de lutte (ce qui ne semble pas être le cas d'après nos résultats). De telles pratiques rendent possible le traitement de plusieurs plantations contiguës et retardent ainsi les nouvelles infestations.

En second lieu, l'usage des traitements mixtes pourrait se montrer relativement efficace, surtout si la matière active insecticide employée est systémique et si l'organisation de ces traitements s'appuie sur des recommandations propres à préserver la faune auxiliaire. L'efficacité de ces nouvelles molécules hautement systémiques appliquées à l'aide de pulvérisateurs à dos a été en partie démontrée (Anikwe *et al*, 2009 ; Dibog, commentaire personnel), ce qui est un progrès considérable compte tenu de la baisse des coûts de traitement que ce mode d'application implique et de la spécificité des nouvelles molécules. Toutefois, leur utilisation de plus en plus fréquente n'a pas remis en question le calendrier de traitements préconisé par la recherche agronomique, pourtant adapté à un mode de traitement bien différent. De nouvelles études en milieu réel sont à envisager de manière à adapter les recommandations de lutte contre les mirides à ces nouveaux produits.

4.1.3. Conséquence en termes de recommandations

Dans l'état actuel de nos connaissances nous pouvons formuler les recommandations suivantes :

- Les traitements insecticides doivent être assurés chaque année, quelles que soient les pratiques en matière d'ombrage et d'entretien des cacaoyers.
- Les traitements doivent être conduits non pas sur la base des dégâts observés dans les plantations, mais selon le calendrier de traitements recommandé par la recherche agronomique : un premier traitement en juin-juillet et un deuxième traitement après la récolte en novembre-décembre, chaque traitement comprenant deux applications à 3 semaines d'intervalle.
- Il est préférable que la lutte soit organisée par un collectif de planteurs de telle sorte que les traitements couvrent des blocs d'une dizaine de plantations contiguës au minimum. Plus la surface traitée en une application sera importante et moins le risque d'une nouvelle attaque dans l'année sera élevé.

- Les traitements doivent être pratiqués à l'aide d'atomiseurs de manière à appliquer la matière active sur l'ensemble des cacaoyers. Les colatiers présents dans les plantations doivent également être traités à l'aide d'atomiseurs.
- Il est préférable d'utiliser des matières actives hautement systémiques, telles que l'imidaclopride ou le thiamethoxam.

En cas d'impossibilité d'utiliser un atomiseur, le pulvérisateur à dos peut être employé à condition que l'ensemble de la plantation soit traité (y compris les cacaoyers qui ne portent pas de cabosses), que la matière active appliquée soit hautement systémique et que le calendrier de traitement préconisé soit respecté. Dans ces conditions, les traitements mixtes ne sont pas contre-indiqués.

Si un choix doit être porté sur l'un des deux traitements préconisés dans l'année, d'une manière générale, il convient de privilégier le deuxième traitement qui a pour objectif de protéger les cacaoyers des attaques. Si la plantation est fortement ombragée et qu'elle ne présente pas de trous de lumière, le premier traitement peut s'avérer suffisamment efficace pour protéger les cacaoyers pendant toute l'année.

4.2. Gestion de l'ombrage

Les recommandations de la recherche agronomique pour la lutte contre les mirides préconisent de cultiver le cacaoyer sous ombrage. En outre, il est recommandé d'entretenir la canopée d'ombrage de telle sorte qu'elle soit homogène et n'induisse pas l'apparition de trous de lumière, particulièrement favorables au développement des ravageurs. Nos résultats semblent valider ces recommandations car ils montrent d'une part que les plantations sans ombrage sont les plus infestées par *S. singularis* et d'autre part que dans les plantations ombragées, les populations de mirides sont généralement agrégées au niveau des zones les plus ensoleillées.

Nous avons émis l'hypothèse que le développement des populations de mirides sur les cacaoyers exposés au soleil n'est pas dû à l'environnement physique des cacaoyers mais à leur état physiologique dans cet environnement. Ainsi, une bonne gestion de l'ombrage doit créer des conditions d'ensoleillement au sein desquelles le cacaoyer ne présente pas un état physiologique favorable au développement des mirides. Concrètement, il s'agit de limiter l'émission de poussées végétatives en évitant un ensoleillement direct des cacaoyers.

Les grands arbres forestiers ont tendance à homogénéiser les conditions d'ensoleillement des plantations. Par conséquent, leur présence est souhaitable dans les plantations à condition toutefois qu'ils n'entrent pas en compétition avec le cacaoyer et qu'ils ne soient pas des plantes hôtes des mirides (voir la liste au chapitre 1). Les arbres fruitiers ont un ombrage plus dense et moins étendu. Ils sont souvent responsables de conditions d'ensoleillement fortement contrastées, favorables à l'apparition des poches à mirides. Par conséquent, si les arbres fruitiers sont associés au cacaoyer, ils doivent être plantés selon un schéma régulier, à une densité telle que leurs frondaisons d'arbres adultes soient jointives mais ne se superposent pas. En effet, un ombrage trop dense est propice au développement de maladies fongiques, telle la pourriture brune qui provoque des pertes considérables de production au Cameroun. L'élagage des branches basses des arbres fruitiers est par conséquent souhaitable pour une bonne aération de la plantation. Des plantes à croissance rapide telles que les bananiers peuvent être utilisées pour assurer un ombrage temporaire dans les zones où la canopée des arbres associés n'est pas jointive. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous recommandons d'éliminer les colatiers des plantations, sauf dans le cas où ils peuvent être traités à l'aide d'atomiseurs en même temps que les cacaoyers.

4.3. Entretien des cacaoyers

Les connaissances acquises par le passé suggèrent que les pousses orthotropes (ou gourmands) sont des sites de ponte et d'alimentation recherchés par les mirides surtout en dehors des périodes de fructification et de développement végétatif. En outre, il est apparu que, dans les plantations, les cacaoyers dont la frondaison est isolée de celles des cacaoyers voisins sont généralement plus attaqués.

Ainsi, en matière de lutte contre les mirides, l'élimination systématique des pousses orthotropes est recommandée. La taille des cacaoyers est nécessaire, car elle facilite l'aération des plantations et limite ainsi l'incidence de la pourriture brune. Toutefois, si elle est trop sévère, elle peut modifier l'état physiologique du cacaoyer de telle sorte qu'il devienne favorable au développement des mirides. Il convient par conséquent de tailler les cacaoyers de manière à éviter l'émission par l'arbre de pousses orthotropes et de s'assurer que les frondaisons des cacaoyers restent jointives.

5. Conclusion et perspectives

En l'absence d'alternative, la lutte chimique doit rester aujourd'hui l'élément central de la lutte contre les mirides du cacaoyer. L'apparition de nouvelles matières actives plus spécifiques laisse présager une amélioration de l'efficacité et une baisse du coût des traitements insecticides, tout en limitant les effets néfastes de telles pratiques sur l'environnement et la santé humaine. Notre étude des mécanismes démographiques impliqués dans la dynamique temporelle des populations de *S. singularis* nous a conduits à valider le calendrier de traitement préconisé par la recherche. Les recommandations en vigueur depuis plus de trente ans demandent toutefois à être adaptées à ces nouvelles molécules, en tenant compte des contraintes économiques que subissent les planteurs actuellement. Mais la recherche agronomique doit aussi proposer aux planteurs une large gamme de recommandations adaptées aux systèmes agroforestiers complexes au sein desquels le cacaoyer est cultivé au Cameroun.

L'état physiologique du cacaoyer occupe une place prépondérante parmi les facteurs qui influencent la dynamique spatio-temporelle des populations de *S. singularis* dans les plantations. En agissant sur la croissance du cacaoyer, les bonnes pratiques de gestion de l'ombrage et d'entretien des plantations modifieraient cet état physiologique de telle sorte qu'il ne serait plus favorable au développement des mirides. Cette conclusion doit être confirmée par l'étude des mécanismes biochimiques impliqués dans les relations entre le cacaoyer et les mirides, qui sont encore largement inconnus. Par exemple, une étude doit être menée dans le but de déterminer les mécanismes biochimiques de l'attractivité des cacaoyers vis-à-vis des femelles en phase de ponte et des variations du potentiel biotique de l'espèce au cours de l'année. Appréhender ces mécanismes est d'autant plus important qu'ils jouent certainement un rôle prépondérant dans le phénomène de résistance du cacaoyer aux mirides. Or la mise au point de variétés de cacaoyer résistantes aux mirides est un axe de recherche prioritaire depuis près de 20 ans pour la plupart des pays confrontés à ces ravageurs en Afrique de l'ouest. Les programmes de sélection basés essentiellement sur l'observation des dégâts de mirides en parcelle expérimentale et les tests d'antixénose gagneraient certainement en efficacité si les mécanismes impliqués dans la résistance étaient mieux connus. Ainsi, nous préconisons qu'un effort de recherche supplémentaire soit porté dans l'avenir à l'étude des relations plante-insecte chez le couple cacaoyer-miride.

Notre étude a concerné principalement l'espèce *Sahlbergella singularis*, qui s'est avérée fortement majoritaire dans les systèmes agroforestiers de la région Centre du Cameroun. Nous menons actuellement une étude des paramètres démographiques de l'espèce voisine *Distantiella theobroma* sur le cacaoyer dans l'espoir de comprendre pourquoi elle a presque disparu des plantations de la région. Nous tenterons notamment de déterminer si le potentiel biotique de cette espèce est inférieur à celui de *S. singularis*, ce qui la défavoriserait fortement en cas de compétition pour la ressource alimentaire.

Au Cameroun, le cacaoyer est traditionnellement cultivé au sein de systèmes agroforestiers refermant une grande diversité d'espèces végétales et animales. Ces systèmes présentent un intérêt certain dans l'optique de la préservation de la biodiversité mais ils doivent être largement améliorés dans le but d'augmenter la productivité des cacaoyers par un meilleur contrôle des bioagresseurs notamment. Notre étude nous a permis de contribuer à la compréhension des interactions entre les mirides et leur milieu et à améliorer ainsi les recommandations de lutte en vigueur. Toutefois, certains facteurs agro-écologiques n'ont pas été abordés dans notre étude : en particulier, le rôle des ennemis naturels dans l'écologie de *S. singularis* devrait être déterminé par de nouvelles études. Les fourmis, par exemple, occupent une place prépondérante dans ces systèmes. Ainsi, nous menons actuellement une étude de la mosaïque des fourmis et de son impact sur la dynamique des populations de *S. singularis*, avec pour objectif de déterminer s'il est possible de manipuler les peuplements de fourmis pour réduire l'incidence de ces ravageurs.

Références

Références

- Addinsoft 2007. XLSTAT version 2007.6. Copyright © 2007: Addinsoft SARL, Paris, France.
- Alvarado Rodriguez B., Leigh T.F., Foster K.W., Duffey S.S. 1987. Life tables for *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) on susceptible and resistant common bean cultivars. *Environmental Entomology* 16 : 45-49.
- Anikwe J.C., Asogwa E.U., Ndubuaku T.C.N., Okelana F.A. 2009. Evaluation of the toxicity of Actara 25 WG for the control of the cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) in Nigeria. *African Journal of Biotechnology* 8 : 14528-14535.
- Anonyme 1970. La punaise verte des cabosses du cacaoyer *Bathycoelia thalassina* Herrich-Schaeffer. Institut Français du Café et du Cacao et autres plantes stimulantes IFCC, Centre de Recherche du Cameroun, Yaoundé, 6p.
- Anonyme 1983. Carte du Cameroun. 4^{ème} édition. Centre Géographique National, Yaoundé, Cameroun.
- Anonyme 1987. Rapport de fin de campagne sur l'évolution de la population des mirides dans les secteurs suivants : Haute-Sanaga, Mbam, Lékié, Mefou-Mfoundi, Nyong et Mfoumou. Tests de sondage réalisés de Janvier à décembre 1987. Rapport de la Société de Développement du Cacao au Cameroun, Yaoundé, 11p.
- Anonyme 2001. Document de stratégie de développement du secteur rural (DSDSR). Document principal. Décembre 2001. Ministère de l'Agriculture, Yaoundé, 108p.
- Anonyme 2008a. Quarterly Bulletin of Cocoa Statistics. Cocoa year 2007/2008. International Cocoa Organization (ICCO). Vol. XXXIV n°4. 40p.
- Anonyme 2008b. Pesticide residues on cocoa beans. ICCO Press Releases. <http://www.icco.org/about/press2.aspx?.Id=urx11108> (Page consultée le 5 mai 2009).

- Avelino J., Zelaya H., Merlo A., Pineda A., Ordoñez M., Savary S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological Modelling* 197 : 431-447.
- Awang A., Muhamad R., Chong K.K. 1988. Comparative merits of cocoa pod and shoot as food sources of the mirid, *Helopeltis theobromae* Miller. *Planter, Kuala Lumpur* 64 : 100-104.
- Awmack C.S., Leather S.R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47 : 817-844.
- Azhar I. 1984. Seasonal and daily activity patterns of *Helopeltis theobromae* Mill (Hemiptera: Miridae) and their implications in field control. International Conference on Cocoa and Coconuts: Progress and Outlook. Kuala Lumpur, Malaysia, pp 305-316.
- Babin R., Dibog L., Bisseleua H. 2003. Mise au point d'une méthode d'élevage de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera : Miridae) au laboratoire. Résultats préliminaires des travaux menés au Cameroun. Actes de la 14^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Accra, Ghana, pp 1333-1440.
- Babin R., Sounigo O., Dibog L., Nyassé S. 2004. Field tests for antixenosis and tolerance of cocoa towards mirids. *Ingenic Newsletter* 9 : 45-50.
- Babin R., Dibog L., Bisseleua D.B.H. 2006a. Description et évaluation d'une nouvelle méthode d'élevage, et éléments de biologie de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera : Miridae), principal ravageur du cacaoyer au Cameroun. Actes de la 15^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, San Jose, Costa Rica, pp 1297-1303.
- Babin R., Cilas C., Amang a Mbang J., Dibog L., Nyassé S. 2006b. Frequency and spatial distribution in farms of *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae), the main pest of cocoa in Cameroon. Actes de la 15^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, San Jose, Costa Rica, pp 1095-1101.

- Babin R., Bisseleua B.H.D., Dibog L., Lumaret J.P. 2008. Rearing method and life table data for the cocoa mirid bug *Sahlbergella singularis* Haglund (Hemiptera: Miridae). *Journal of Applied Entomology* 132 : 366-374.
- Bidochka M. J., Miranpuri G. S., Khachatourians G.G. 1993. Pathogenicity of *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin toward *Lygus* bug (Hem., Miridae). *Journal of Applied Entomology* 115 : 313-317.
- Bigger M. 1981. Observations on the insect fauna of shaded and unshaded Amelonado cocoa. *Bulletin of Entomological Research* 71 : 107-119.
- Biggs D., Ville B., Suen E. 1991. A method of choosing multiway partitions for classification and decision trees. *Journal of Applied Statistics* 18 : 49-62.
- Boulard M. 1967. Hémiptéroïdes nuisibles ou associés aux cacaoyers en République Centrafricaine. *Café Cacao Thé* 11 : 220-232.
- Boyer J. 1970. Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers au Cameroun. *Café Cacao Thé* 14 : 189-199.
- Brun L.A., Sounigo O., Coulibaly N., Cilas C. 1997. Methods of analysis for studying cocoa (*Theobroma cacao* L.) susceptibility to mirids. *Euphytica* 94 : 349-359.
- Bruneau de Miré P. 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les Mirides du cacaoyer : *Wasmannia auropunctata* Roger. *Café Cacao Thé* 13 : 209-212.
- Bruneau de Miré P. 1970. Observations sur les fluctuations saisonnières d'une population de *Sahlbergella singularis* au Cameroun. *Café Cacao Thé* 14 : 202-207.
- Bruneau de Miré P. 1977. La dynamique des populations de Mirides et ses implications. In: Les Mirides du Cacaoyer. E. M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 171-186.
- Bruneau de Miré P. 1985. Enquête sur la tolérance des mirides du cacaoyer aux insecticides au Cameroun. *Café Cacao Thé* 29 : 183-196.

- Bruneau de Miré P. 1987. Résultats d'une seconde campagne d'étude au Cameroun sur la sensibilité des mirides du cacaoyer aux insecticides. Influence de la température dans le calcul des DL50. *Café Cacao Thé* 31 : 35-47.
- Carayon J. 1977. Caractères généraux des Hémiptères Bryocorinae. In: Les Mirides du Cacaoyer. E. M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 13-34.
- Chong K.K. 1987. The cocoa mirid in Peninsular Malaysia and its management. *The Planter, Kuala Lumpur* 63 : 516-520.
- Collingwood C.A. 1977a. African mirids. In: Les Mirides du Cacaoyer. E. M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 71-83.
- Collingwood C.A. 1977b. Biological control and relations with other insects. In: Les Mirides du Cacaoyer. E. M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 237-255.
- Constant B., Grenier S., Febvay G., Bonnot G. 1996a. Host plant hardness in oviposition of *Macrolophus caliginosus* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Economic Entomology* 89 : 1446-1452.
- Constant B., Grenier S., Bonnot G. 1996b. Artificial substrate for egg laying and embryonic development by the predatory bug *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: miridae). *Biological Control* 7 : 140-147.
- Contributeurs à Wikipédia 2008. Classification APG, Wikipédia, l'encyclopédie libre, http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Classification_APG&oldid=31673325 (Page consultée le 9 septembre 2008).
- Cotterell G.S. 1926. Preliminary study of the life history and habits of *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Sahlbergella theobroma* Dist. *Bulletin of the Department of Agriculture of the Gold Coast* 3 : 1-26.
- Coulibaly N., N'Guessan F.K., Decazy B., Medus D., Aidara S., Coulibaly A. 1996. Efficacité du FUMIVAP : une nouvelle technique d'application des produits chimiques dans la lutte contre les mirides du cacaoyer en Côte d'Ivoire. Actes de la

- 12^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, San Salvador, Brésil, pp 39-44.
- Coulibaly O., Mbila D., Sonwa D.J., Adesina A., Bakala J. 2002. Responding to economic crisis in sub-Saharan Africa: New farmer-developed pest management strategies in cocoa-based plantation in Southern Cameroon. *Integrated Pest Management Reviews* 7 : 165-172.
- Cros E., Bastide P., Nguyen-Ban J., Armengaud P. 1996. Sensibilité du cacaoyer aux mirides : recherche de marqueurs biochimiques. Actes de la 12^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, San Salvador, Brésil, pp 325-329.
- Crowdy S. H. 1947. Observations on the pathogenicity of *Calonectria rigidiuscula* (Berk. & Br.) Sacc. on *Theobroma cacao* L. *The Annals of Applied Biology* 34 : 45-59.
- Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R., Chua T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300 : 969-972.
- de Abreu J.M. 1977. Mirideos neotropicaux associados ao cacauzeiro. In : Les Mirides du Cacaoyer. E. M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 85-106.
- Decazy B. 1974. Les variations saisonnières des populations de *Boxiopsis madagascariensis* Lavabre, miride ravageur du cacaoyer à Madagascar. Note préliminaire. *Café Cacao Thé* 18 : 255-262.
- Decazy B., Lotodé R. 1975. Comportement de familles hybrides de cacaoyers soumis aux attaques de *Helopeltis* Sign. *Café Cacao Thé* 19 : 303-306.
- Decazy B. 1977. Les mirides du cacaoyer à Madagascar : *Boxiopsis madagascariensis* Lavabre. In: Les Mirides du Cacaoyer. E. M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 123-137.
- Decazy B., Essono B. 1979. Tests de contrôle d'infestation et traitements anti-mirides. *Café Cacao Thé* 23 : 35-42.
- Decazy B. 1979. La lutte contre les mirides du cacaoyer au Cameroun : Nouvelles données sur les insecticides thermonébulisables. *Café Cacao Thé* 23 : 187-192.

- Delvare G., Aberlenc H.P. 1989. Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale : clés pour la reconnaissance des familles. Montpellier, CIRAD/PRIFAS, 302p.
- Despréaux D., Cambrony D., Clément D., Nyassé S., Partiot M. 1988. Etude de la pourriture brune des cabosses du cacaoyer au Cameroun : définition des nouvelles méthodes de lutte. Actes de la 10^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, République Dominicaine, pp 407-412.
- Dibog L., Babin R., Amang A Mbang J., Decazy B., Nyassé S., Cilas C., Eskes A.B. 2008. Effect of genotype of cocoa (*Theobroma cacao*) on attractiveness to the mirid *Sahlbergella singularis* (Hemiptera: Miridae) in the laboratory. *Pest Management Science* 64 : 977-980
- Dudgeon G.C. 1910. Notes on two west African Hemiptera injurious to cocoa. *Bulletin of Entomological Research* 1 : 59-62.
- Easterbrook M.A. 1997. The phenology of *Lygus rugulipennis*, the European tarnished plant bug, on late-season strawberries, and control with insecticides. *Annals of Applied Biology* 131: 1-10.
- Efombagn Mousseni I.B. 2008. Diversité génétique et sélection du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) au Cameroun : approches participative, phénotypique et moléculaire. Thèse de doctorat. Université de Rennes 1. 149p.
- Eguagie W.E. 1973. Field susceptibility of the cocoa mirid, *Sahlbergella singularis* Haglund (Heteroptera) to some new insecticides. *Pesticide Science* 4 : 273-282.
- Elkinton J.S. 1993 Insect population ecology, an African perspective. Nairobi, Kenya, ICIPE Science Press, 99p.
- Entwistle P.F. 1972. Pests of Cocoa. Longman Group Ltd, London, 779p.
- Entwistle P.F. 1985. Insects and cocoa. In: Cocoa G.A.R.Wood and R.A.Lass Eds., Longman, London, pp. 366-443.

- Fleischer S., Gaylor M. 1988. *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae) population dynamics: nymphal development, life tables, and Leslie matrices on selected weeds and cotton. *Environmental Entomology* 17 : 246-253.
- Foley D.H., Pyke B.A. 1985. Developmental time of *Creondiates dilutus* (Stål) (Hemiptera : Miridae) in relation to temperature. *Journal of the Australian Entomological Society* 24 : 125-127.
- Gibbs D.G., Pickett A.D. 1966. Feeding by *Distantiella theobroma* (Dist.) (Heteroptera, Miridae) on cocoa. I.- The effects of water stress in the plant. *Bulletin of Entomological Research* 57 : 159-169.
- Gibbs D.G., Pickett A.D., Leston D. 1968. Seasonal population changes in cocoa capsids (Hemiptera, Miridae) in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 58 : 279-293.
- Graham M.K. 1991. Biological control of *Helopeltis* spp in mature cocoa by the black ant (*Dolichoderus bituberculatus*) and the cocoa mealybug (*Planococcus lilacinus*). *The Planter, Kuala Lumpur* 67 : 543-546.
- Grenier S., Guillaud J., Delobel, B., Bonnot, G. 1989. Nutrition et élevage du prédateur polyphage *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera : Miridae) sur milieux artificiels. *Entomophaga* 34 : 77-86.
- Hinsley S.R. 2008. Malvaceae Info. <http://www.malvaceae.info/index.html>. (Page consultée le 9 septembre 2008).
- Hodges R.J., Addo S., Birkinshaw L. 2003. Can observation of climatic variables be used to predict the flight dispersal rates of *Prostephanus truncatus* ? *Agricultural and Forest Entomology* 5 : 123-135.
- Holopainen J.K., Varis A. 1991. Host plants of the European tarnished plant bug *Lygus rugulipennis* Poppius (Het., Miridae). *Journal of Applied Entomology* 111 : 484-498.
- Houillier M. 1964. Régime alimentaire et disponibilité de ponte des Miridés dissimulés du cacaoyer. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* 43 : 195-200.

- Idowu O.L. 1988. Comparative toxicities of new insecticides to the cocoa mirid, *Sahlbergella singularis* in Nigeria. Actes de la 10^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Santo Domingo, Rép. Dominicaine, pp. 531-534.
- Idowu O. L., Olejade K. T. M., Adebola P.O. 2001. Cocoa IPM research and implementation in Nigeria. Proceedings of the West Africa Regional Cocoa IPM Workshop, Janny Vos and Peter Neuenschwander Eds. Cotonou, Benin, CPL Press, pp. 67-70
- Jagoret P., Couve C., Bouambi E., Menimo T., Domkam I., Nyassé S. 2006. Caractérisation des systèmes de cacaoculture du Centre Cameroun. Yaoundé, Irad/Cirad, 107 p.
- Jay C.N., Cross J.V., Burgess C. 2004. The relationship between populations of European tarnished plant bug (*Lygus rugulipennis*) and crop losses due to fruit malformation in everbearer strawberries. *Crop Protection* 23 : 825-834.
- Kakizaki M. 2004. The sex pheromone components for mating disruption of the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Heteroptera: Miridae). *Applied Entomology and Zoology* 39 : 221-228.
- Kenne M., Djiéto-Lordon C., Orivel J., Mony R., Fabre A., Dejean A. 2003. Influence of insecticides treatments on ant-hemiptera associations in tropical plantations. *Journal of Economic Entomology* 96 : 251-258.
- King A.B.S. 1973a. Studies of sex attraction in the cocoa capsid, *Distantiella theobroma* (Heteroptera : Miridae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 16 : 243-254.
- King A.B.S. 1973b. The actographic examination of flight activity of the cocoa mirid *Distantiella theobroma* (Hemiptera : Miridae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 16 : 53-63.
- Khoo K.C., Chung G.F. 1989. Use of the black cocoa ant to control mirid damage in cocoa. *The planter, Kuala Lumpur* 65 : 370-383.
- Kumar R., Ansari A.K. 1974. Biology, immature stages and rearing of cocoa-capsids (Miridae: Heteroptera). *Zoological Journal of the Linnean Society* 54 : 1-29.

- Labanowska B.H. 2007. Strawberry fruit damaged by the tarnished plant bug (*Lygus rugulipennis* L.). *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 15 : 147-156.
- Lachance S., Broadbent A.B., Sears M.K. 2001. In-host compatibility and in-host competition of exotic and native parasitoids of the tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* 30 : 1158-1163.
- Laird S.A., Leke Awung G., Lysinge R.J. 2007. Cocoa farms in the Mount Cameroon region: biological and cultural diversity in local livelihoods. *Biodiversity Conservation* 16 : 2401-2427.
- Lass R.A. 1985. Diseases. In: Cocoa G.A.R.Wood and R.A.Lass Eds., Longman, London, pp. 265-365.
- Lavabre E.M. 1960. Recherches sur une méthode économique de contrôle des mirides du cacaoyer. *Café Cacao Thé* 4 : 16-25.
- Lavabre E.M. 1961. Protection des cultures de caféiers, cacaoyers et autres plantes pérennes tropicales. IFCC, Paris, 268 p.
- Lavabre E. M., Decelle J., Debord P. 1962. Recherches sur les variations des populations de Mirides en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* 6 : 287-295.
- Lavabre E. M., Decelle J., Debord P. 1963a. Etude de l'évolution régionale et saisonnière des populations de Mirides (Capsides) en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé* 7 : 267-287.
- Lavabre E.M. 1963b. Le problème de la résistance des Mirides (capsides) au lindane et les insecticides de remplacement. *Café Cacao Thé* 7 : 108-112.
- Lavabre E.M., Piart J., Nguyen Ban J. 1965. Résultats des essais d'insecticides en laboratoire et en plein champ contre les mirides des cacaoyers. Conférence interne sur les recherches agronomiques cacaoyères. Abidjan, Côte d'Ivoire, pp 143-148.
- Lavabre E.M. 1969. Progrès récents dans l'élevage en laboratoire de quelques prédateurs des cacaoyères africaines. *Bulletin Phytosanitaire de la FAO* 17 : 132-135.

- Lavabre E.M. 1970. Insectes nuisibles des cultures tropicales (cacaoyer, caféier, colatier, poivrier, théier). G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, 276p.
- Lavabre E.M. 1971. Premières observations sur les traitements anti-mirides appliqués sous un volume extrêmement réduit (ULV). *Café Cacao Thé* 15 : 135-142.
- Lavabre E.M. 1977a. Systématique des mirides du cacaoyer. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 47-70.
- Lavabre E.M. 1977b. Mirides africains associés aux cacaoyers. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 77-83.
- Lavabre E.M. 1977c. Mirides du sud-est asiatique et de la région pacifique. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 107-121.
- Lavabre E.M. 1977d. Importance économique des mirides dans la cacaoculture mondiale. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 139-153.
- Lavabre E.M. 1977e. Variations saisonnières de populations. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 156-170.
- Lavabre E.M. 1977f. Perspectives d'avenir. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 343-350.
- Lavabre E.M. 1977g. Aperçu sur la résistance variétale. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G.-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 329-333.
- Leston, D. 1973a. The Flight Behaviour of cocoa-capsids (Hemiptera: Miridae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 16 : 91-100.
- Leston, D. 1973b. The ant mosaic – Tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and News Summaries* 19 : 311-341.
- Levesque K.R., Fortin M., Mauffette Y. 2002. Temperature and food quality effects on growth, consumption and post-ingestive utilization efficiencies of the forest tent

- caterpillar *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Bulletin of Entomological Research* 92 : 127-136.
- Liu H., Skinner M., Parker B.L., Brownbridge M. 2002. Pathogenicity of *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes), and other entomopathogenic fungi against *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Economic Entomology* 95 : 675-681.
- Lotodé R. 1969. Etude statistique de l'évolution d'une population de Mirides. *Café Cacao Thé* 13 : 216-220.
- Lucas P., Decazy B. 1979. Influence des traitements insecticides contre les mirides du cacaoyer sur les conditions de pollinisation. Actes de la 7^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Douala, Cameroun, pp 447-451.
- Madge D.S. 1968. The behaviour of the cocoa mirid (*Sahlbergella singularis* Hagl.) to some environmental factors. *Bulletin of the Entomological Society of Nigeria* 1 : 63-70.
- Mahot L., Babin R., Dibog L., Tondje P.R., Bilong C. 2006. Biocontrol of cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) with *Beauveria bassiana* Vuillemin. First results of activities carried out at IRAD, Cameroon. INCOPED 5th International seminar on cocoa pests and diseases, San Jose, Costa Rica, p 14 [Abstract].
- Mahroof R.M., Hauxwell C., Edirisinghe J.P., Watt A.D, Newton A.C. 2002. Effects of artificial shade on attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla robusta* (Moore). *Agricultural and Forest Entomology* 4 : 283-292.
- Majer J.D. 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bulletin of Entomological Research* 62 : 151-160.
- Majer J.D., Delabie J.H.C. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10 : 43-49.
- Majer J.D. 1994. Introduction of ants as potential biological control agents, with particular reference to cocoa. *Harvest* 16 : 1-4.

- Margaritopoulos J.T., Tsitsipis J.A., Perdikis D.C. 2003. Biological characteristics of the mirids *Macrolophus costalis* and *Macrolophus pygmaeus* preying on the tobacco form of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research* 93 : 39-45.
- Mariau D., Ed. 1996. Lutte intégrée contre les ravageurs des cultures pérennes tropicales. Editions Repères du CIRAD, Montpellier, 200p.
- McGuire R.J., Johnson M.T.J. 2006. Plant genotype and induced responses affect resistance to herbivores on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecological Entomology* 31 : 20-31.
- Moayeri H.R.S., Ashouri A., Brødsgaard H.F., Enkegaard A. 2006. Odour-mediated preference and prey preference of *Macrolophus caliginosus* between spider mites and green peach aphids. *Journal of Applied Entomology* 130 : 504–508.
- Mossu G. 1990. Le cacaoyer. Maisonneuve et Larose (ed), Paris, 159p.
- Mpé J.M. 2001. Integrated management of cocoa mirids in Cameroon. In: Proceedings of the West Africa Regional Cocoa IPM Workshop, Janny Vos and Peter Neuenschwander Eds. Cotonou, Benin, CPL Press, p 39.
- Ndoubè-Nkeng M., Sache I. 2003. Lutte contre la pourriture brune des cabosses du cacaoyer au Cameroun. *Phytoma, La défense des Végétaux* 562 : 26-32.
- N'Guessan F. K., Coulibaly N. 2000. Dynamique des populations de mirides et de quelques autres prédateurs du cacaoyer dans la région Ouest de la Côte d'Ivoire. Actes de la 13^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia, pp 425-435.
- Nguyen Ban J. 1977. La lutte chimique contre les mirides du cacaoyer. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 257-278.
- Nguyen Ban J. 1998. Nouvelle technique de criblage et de sélection des cacaoyers pour la résistance aux mirides. *Insect Science and its Application* 18 : 119-127.

- Nwana I.E., Youdeowei, A. 1976. The effect of relative humidity on the development and survival of the pre-imaginal stages of *Bathycoelia thalassina* (H-S) (Pentatomidae) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Miridae) in Nigeria. *Journal of Natural History* 11 : 445-449.
- Nwana I.E., Youdeowei, A. 1978. The spatial distribution of three species of heteroptera in a cocoa farm in Ibadan, Nigeria. *Nigerian Journal of Entomology* 3 : 27-33.
- Nwana I.E., Adesiyun S.O., Youdeowei A. 1979. Evaluation of some new pesticides for the control of cocoa mirids: Laboratory assessments. Actes de la 7^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Douala, Cameroon, pp 453-455.
- Nyassé S. 1997. Etude de la diversité de *Phytophthora megakarya* et caractérisation de la résistance du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) à cet agent. Thèse de Doctorat, Inst. Nat. Polytechn. de Toulouse. 133p.
- Nyassé S., Grivet L., Risterucci A.M., Blaha G., Berry D., Lanaud C., Despréaux D. 1999. Diversity of *Phytophthora megakarya* in Central and west Africa revealed by isozyme and RAPD markers. *Mycological Research* 103 : 1225-1234.
- OILB-SROP 1973. Statuts. *Bulletin SROP*, 1973/1, 25p.
- Omole M.M., Ojo A.A. 1982. Field trials with insecticides and spraying equipments to control cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. in Nigeria. Actes de la 8^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Cartagena, Colombie, pp 339-343.
- Owusu-Manu E. 1984. The evaluation of the synthetic pyrethroids for the control of *Distantiella theobroma* Dist. (Hemiptera, Miridae) in Ghana. Actes de la 9^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Lomé, Togo, pp 535-538.
- Padi B., Owusu G.K., Kumah N.K. 1996. A record of *Desplatsia dewevrei* (De Wild & Th. Dur.) (Tiliales: Tiliaceae) as an alternative and potential breeding host plant for the cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl.. Actes de la 12^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, San Salvador, Brésil, pp 31-37.

- Padi B., Downham M., Farman D., Sarfo J.E. 2000. Evidence of sex attractants in the cocoa mirids *Distantiella theobroma* (Dist.) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Heteroptera: Miridae) in field-trapping experiments. Actes de la 13^{ème} Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia, pp 395-402.
- Padi B., Ackonor J.B., Opoku I.Y. 2001. Cocoa IPM research and implementation in Ghana. In: Proceedings of the West Africa Regional Cocoa IPM Workshop, Janny Vos and Peter Neuenschwander Eds. Cotonou, Benin, CPL press, pp 54-62.
- Padi B. 2003. Cocoa Research in Ghana – Capsid IPM Strategy. *GRO-Cacao* 4 : 4-5. http://209.85.229.132/search?q=cache:01VrxFyv_ggJ:www.worldcocoafoundation.org/About/newsletters/pdf/GROC_12_03.pdf+gro-cocoa+padi&cd=7&hl=fr&ct=clnk&gl=fr (Page consultée le 5 mai 2009).
- Palevsky E., Borochoy-Neori H., Gerson U. 2005. Population dynamics of *Oligonychus afrasiaticus* in the southern Arava Valley of Israel in relation to date fruit characteristics and climatic conditions. *Agricultural and Forest Entomology* 7 : 283-290.
- Paulin D., Cilas C. 1995. La sélection du cacaoyer au Cameroun. Montpellier, CIRAD, 37 p.
- Petithuguenin P. 1993. Relance régionalisée de la production paysanne de café et de cacao au Cameroun. Bilan-dignostic de la recherche agronomique café/cacao. Quels acquis pour le développement dans le contexte actuel ? Montpellier, CIRAD, 46 p.
- Philpott S.M., Armbrrecht I. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31 : 369-377.
- Piart J. 1970. Etude de quelques caractéristiques biologiques du miride du cacaoyer *Distantiella theobromae* Dist. au moyen d'un élevage au laboratoire. *Café Cacao Thé* 14 : 28-36.

- Piart J. 1977a. Elevage au laboratoire des Mirides du cacaoyer. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 203-211.
- Piart J. 1977b. Plantes hôtes et préférences alimentaires chez les Mirides du cacaoyer. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 213-221.
- Piart J. 1978. Fluctuations saisonnières de la fécondité chez le miride du cacaoyer *Distantiella theobroma* Dist. *Café Cacao Thé* 23 : 195-201.
- Posnette A. F. 1943. Resistance of *Theobroma cacao* to *Sahlbergella* spp. on the Gold Coast. *Bulletin of Entomological Research* 34 : 159-162.
- Premachandra W.T.S.D., Borgemeister C., Chabi-Olaye A., Poehling H.-M. 2004. Influence of temperature on the development, reproduction and longevity of *Ceratothripoides claratris* (Thysanoptera: Thripidae) on tomatoes. *Bulletin of Entomological Research* 94 : 377-384.
- Prins G. 1964. A laboratory rearing method for the cocoa mirid *Distantiella theobroma* (Dist.) (Hemiptera: Miridae). *Bulletin of Entomological Research* 55 : 615-616.
- Ramesh P. 1994. Olfactory responses of sorghum earhead bug, *Calocoris angustatus* Leth. (Hemiptera: Miridae) to certain less and more susceptible sorghum germplasm lines. *Indian Journal of Entomology* 56 : 392-398.
- Ratnadass A., Cisse B., Butler D. 1998. Bioecology of the panicle-feeding bug *Eurystylus oldi* Poppius (Heteroptera: Miridae), a key pest of sorghum in Mali. Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'ouest et du centre. Actes de l'atelier de restitution du programme conjoint sur le sorgho Icrisat-Cirad, Bamako, Mali, pp 105-111.
- Raw F. 1959. An insectary method for the rearing cacao mirids, *Distantiella theobroma* (Dist.) and *Sahlbergella singularis* Hagl. *Bulletin of Entomological Research* 50 : 11-12.

- Sanchez J.A. 2008. Zoophytophagy in the plantbug *Nesidiocoris tenuis*. *Agricultural and Forest Entomology* 10 : 75–80.
- Santoir C., Bopda A. 1995. Atlas régional Sud-Cameroun. Orstom, Paris.
- SAS Institute 1987. SAS user's guide: Statistics, version 9.1.3. SAS Institute, Cary, NC.
- Savary S., Willocquet L., Elazegui F.A., Teng P.S., Van Du P., Zhu D., Tang Q., Huang S., Lin X., Singh H.M., Srivastava R.K. 2000. Rice pest constraints in tropical Asia: characterization of injury profiles in relation to production situations. *Plant Diseases* 84 : 341-356.
- Schuh R.T. 2008. On-line Systematic Catalog of Plant Bugs (Insecta: Heteroptera: Miridae). <http://research.amnh.org/pbi/catalog/> (Page consultée le 3 septembre 2008).
- Sharma H., Taneja S., Leuschner K., Nwanze, K.F. 1992. Techniques to screen sorghums for resistance to insect pests. *ICRISAT Information Bulletin* 32 : 48p.
- Simelane D.O. 2007. Influence of temperature, photoperiod and humidity on oviposition and egg hatch of the root-feeding flea beetle *Longitarsus bethae* (Chrysomelidae: Alticinae), a natural enemy of the weed *Lantana camara* (Verbenaceae). *Bulletin of Entomological Research* 97 : 111-116.
- Smith E.S.C. 1973. A laboratory rearing method for the cacao Mirid *Helopeltis clavifer* Walker (Hemiptera: Miridae). *Papua New Guinea Agricultural Journal* 24 : 52-53.
- Sonwa D.J., Coulibaly O., Akinwumi Adesina A., Weise S.F., Tchatat M. 2002. Integrated pest management in cocoa agroforests in southern Cameroon: Constraints and overview. *Integrated Pest Management Reviews* 7 : 191-199.
- Sonwa D.J., Weise S., Adesina A., Nkongmeneck A.B., Tchatat M., Ndoeye O. 2005. Production constraints on cocoa agroforestry systems in West and Central Africa: The need for integrated pest management and multi-institutional approaches. *The Forestry Chronicle* 81 : 345-349.

- Sonwa D.J., Nkongmeneck B.A., Weise S.F., Tchatat M., Adesina A.A., Janssens M.J.J. 2007. Diversity of plants in cocoa agroforests in the humid forest zone of Southern Cameroon. *Biodiversity Conservation* 16 : 2385-2400.
- Sonwa D.J., Coulibaly O., Weise S.F., Akinwumi Adesina A., Janssens M.J.J. 2008. Management of cocoa: Constraints during acquisition and application of pesticides in the humid forest zones of southern Cameroon. *Crop Protection* 27 : 1159-1164.
- Sounigo O., Coulibaly N., Brun L., N'Goran J., Cilas C., Eskes A.B. 2003. Evaluation of resistance of *Theobroma cacao* L. to mirids in Côte d'Ivoire: results of comparative progeny trials. *Crop Protection* 22 : 615-621.
- Sudarmadji D., Sosromarsono S., Wardoyo S., Mattjik A.A. 1990. Effect of *Helopeltis antonii* attack on the level of cherelle wilt and the dry weight of cocoa beans. *Menara Perkebunan* 58: 51-55.
- Sundararaju D., Babu P.C.S. 1998. Life table studies of *Helopeltis antonii* Sign. (Heteroptera: Miridae) on neem, guava and cashew. *Journal of Entomological Research* 22 : 241-244.
- Sundararaju D., Babu P.C.S. 2000. Improved mass culture technique for the neem mosquito bug, *Helopeltis antonii* Signoret (Heteroptera: Miridae). *Journal of Entomological Research* 24 : 73-82.
- Taylor L.R. 1961. Aggregation variance and the mean. *Nature* 189: 732.
- Toxopeus H. 1985a. Botany, types and populations. In: Cocoa. G.A.R. Wood and R.A. Lass Eds., Longman, London, pp. 11-37.
- Toxopeus H. 1985b. Planting material. In: Cocoa G.A.R. Wood and R.A. Lass Eds., Longman, London, pp. 80-92.
- van Asch M., Visser M.E. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52 : 37-55.

- Varlet F., Berry D. 1997. Réhabilitation de la protection phytosanitaire des cacaoyers et caféiers du Cameroun. Tome I : rapport principal. Cirad/Conseil interprofessionnel du cacao et du café. Douala, Cameroun, 204 p.
- Varòn E. H., Eigenbrode S.D., Bosque-Pérez N.A., Hilje L. 2007. Effect of farm diversity on harvesting of coffee leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Agricultural and Forest Entomology* 9 : 47-55.
- Wardojo S. 1983. Laboratory rearing of *Helopeltis antonii* Sign. (Miridae) Hemiptera on cocoa pods - Pembiakan *Helopeltis antonii* Sign. di laboratorium pada buah kakao. *Menara Perkebunan* 51 : 33-38.
- Way M.J., Khoo K.C. 1989. Relationships between *Helopeltis theobromae* damage and ants with special reference to Malaysian cocoa smallholdings. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 6 : 1-11.
- Way M.J., Khoo K.C. 1991. Colony dispersion and nesting habits of the ants, *Dolichoderus thoracicus* and *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae), in relation to their success as biological control agents on cocoa. *Bulletin of Entomological Research* 81 : 341-350.
- Way M.J., Khoo K.C. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37 : 479-503.
- Wetterer J.K., Walsh P., White L. 1999. *Wasmannia auropunctata*, une fourmis dangereuse pour la faune du Gabon. *Canopée. Bulletin sur l'Environnement en Afrique Centrale* 14.
http://www.ecofac.org/Canopee/N14/N1404_FourmisGabon/FourmisGabon.htm
(Page consultée le 5 mai 2009)
- Wheeler A.G. Jr. 2000a. Plant bugs (Miridae) as plant pests. In: Heteroptera of economic importance, De Carl W. Schaefer & Antônio Ricardo Panizzi Eds, CRC Press, USA, pp 37-83.

- Wheeler A.G. Jr. 2000b. Predacious plant bugs (Miridae). In: Heteroptera of economic importance, De Carl W. Schaefer & Antônio Ricardo Panizzi Eds, CRC Press, USA, pp 657-691.
- Wheeler A.G. 2001. Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists. Cornell University Press, NY, USA. 507 p.
- Whitbey R. M. 1999. Green bean extract-induced oviposition site preference in laboratory reared western tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* 28 : 201-204.
- Wilkinson D.S. 1926. On two new parasites from West Africa bred from the cacao barksapper (*Sahlbergella*). *Bulletin of Entomological Research* 17 : 309-311.
- Williams G. 1953a. Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast. Part I. Mirid damage. *Bulletin of Entomological Research* 44 : 101-119.
- Williams G. 1953b. Field observations on the cacao mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast. Part II. Geographical and habitat distribution. *Bulletin of Entomological Research* 44 : 427-437.
- Williams G. 1954. Field observations on the cocoa mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast. Part III. Population fluctuations. *Bulletin of Entomological Research* 45 : 723-744.
- Youdeowei A. 1965. A note on the spatial distribution of the cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. in a cocoa farm in Western Nigeria. *Nigerian Agriculture Journal* 2 : 66-67.
- Youdeowei A. 1971a. Studies on the pattern of distribution of the cacao capsid, *Sahlbergella singularis* Hagl. in relation to light intensity in an isolated plot of cacao, *Theobroma cacao* L. *Journal of the West African Science Association* 16 : 5-12.
- Youdeowei A. 1971b. Resistance of cocoa capsids to insecticides in use in Nigeria. *Cocoa Grower's Bulletin* 16 : 15-20.

- Youdeowei A. 1972. Aspects of flight in the cocoa mirids *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* Dist. (Heteroptera : Miridae). Actes de la 4^{ème} Conférence sur la Recherche Cacaoyère, St Augustine, Trinidad et Tobago, pp 532-538.
- Youdeowei A. 1973. The life cycles of the cocoa Mirids *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* Dist. in Nigeria. *Journal of Natural History* 7 : 217-223.
- Youdeowei A. 1977. Behaviour and activity. In : Les mirides du cacaoyer. E.M. Lavabre Ed., G-P. Maisonneuve et Larose, Paris, pp 223-236.
- Young O.P. 1986. Host plants of the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae). *Annals of the Entomological Society of America* 79 : 747-762

Annexes

Annexe 1 : Différents acteurs impliqués dans l'étude de l'influence des conditions agro-écologiques de culture du cacaoyer sur les densités de mirides.

ZONE	VILLAGE	NOM DU PLANTEUR	GROUPEMENT (UNION DE GIC)	NOM DES OBSERVATEURS
NGOMEDZAP	Nomnam	ABEGA Paul ATANGANA Noah Thomas BILOA Albertine ESSOMBA Joseph	UGISET	NDI NOAH ATANGANA Théophile
	Abodomveg	ESSOMBA Simplicie OWONA Moïse ESSOMBA Cosmas FOUDA Félix	UGICAABO	ESSOMBA Cosmas MEBENGA René Joseph
TALBA	Iyambouni	BOYOMO Justin EYENDJA SINDA Lazare NGAMOU Léonard MESSINA Martine	UGICATS	BILOUNGOU Léonard BIARO Jean-Claude
	Talba	AKOMBA Jean-Marie NDONGA François BESSALA Célestin SINDA François	UGICATS	NGON à NSAN J.P. BIOGOLO Simon
BOKITO	Kédia	BASSA Victor BADEFONA Justin EMESSIENE Roger OHONO Emile	UGIKAKED	BOSSIOMO Jacques OHONO Emile
	Bakoa	BILIBIME Gaston OUMENGUELE Alimé OUMENGUELE Constant NKONO Romuald	UGICABO	MOGAMA BOTIBA B. BOGAYA Marcel
OBALA	Nkolobang	MODO MVOA Dieudonné MVOGO Hyppolite ANABA Christian OBAMA Hyacinthe	UGIPLACALE	TSIMI Louis-Marie Paul MVOGO ATANGANA J.
	Etong-Bidzoé	EWODO Jérôme NANGA Engolo NGORBO François ZINGI FOU DA René	UGIPLACALE	NGA Marcus NOUMA Pierre
	Lengom	NGONO Joseph NDJOMO Marcel TSIMI Eugène NANGA Célestin	UGIPLACALE	NGONO Joseph BEYENE Fabrice

Annexe 2 : Diagrammes ombrothermiques des sites de Ngomedzap et d'Obala

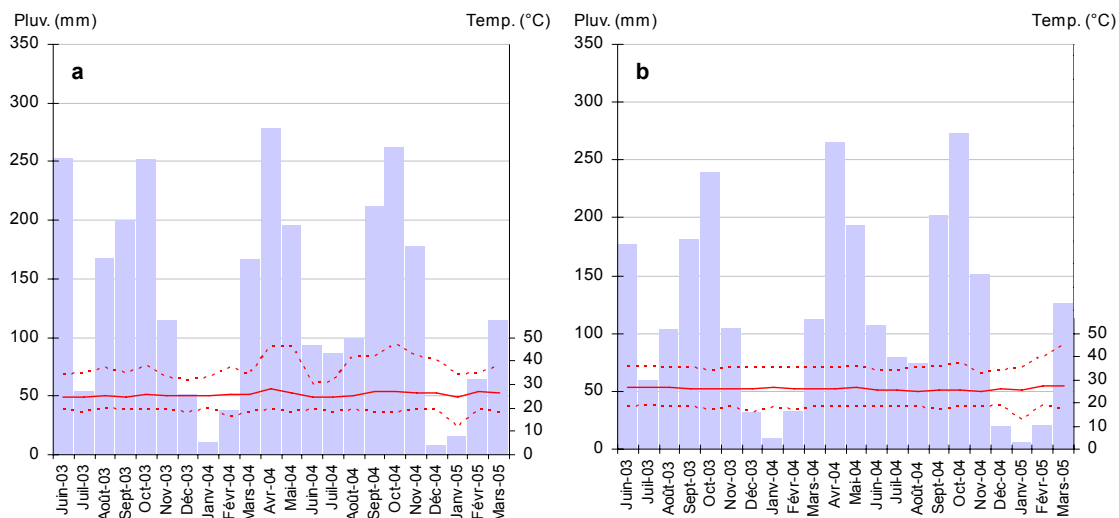


Figure 1 : Diagrammes ombrothermiques du site de Ngomedzap, a : village de Nomnam et b : village de Abodomveg.

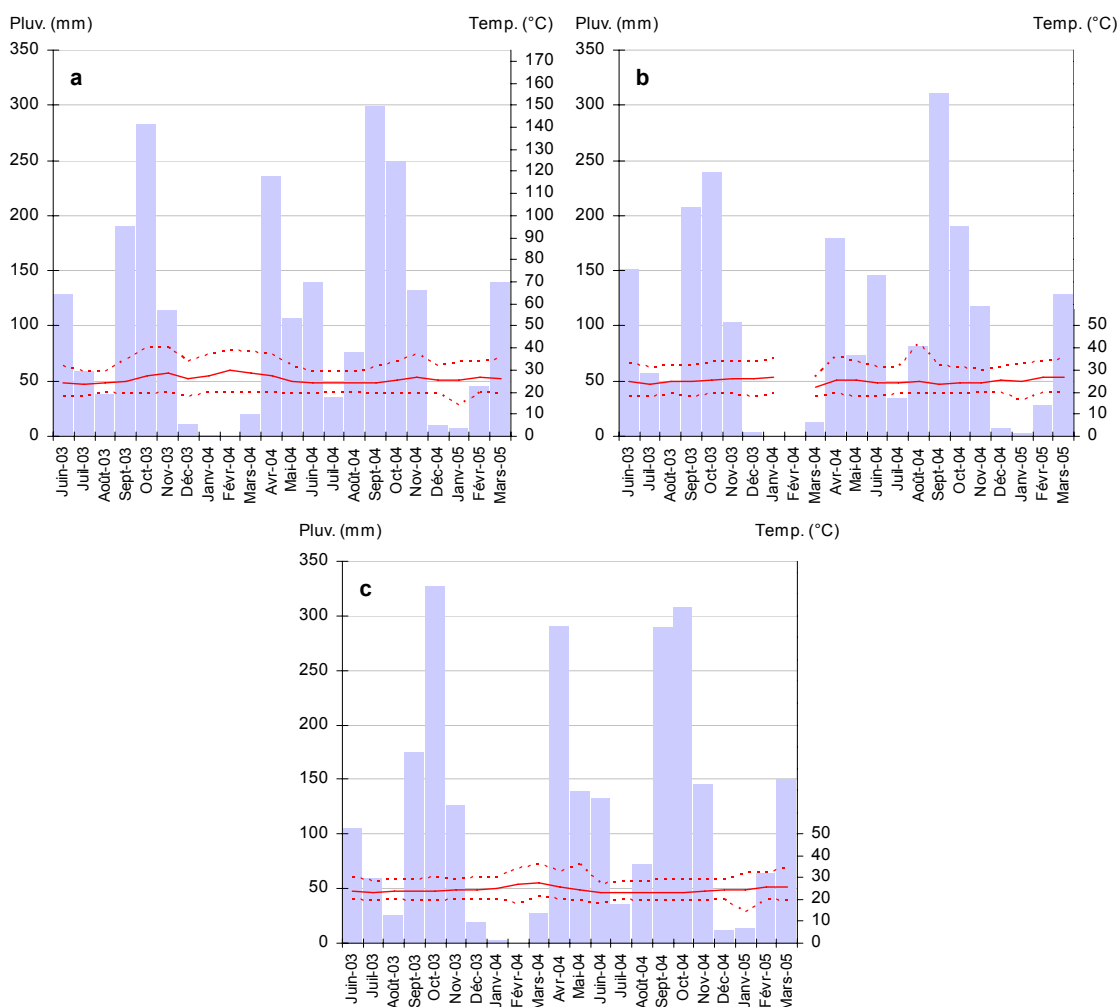


Figure 2 : Diagrammes ombrothermiques du site d'Obala, a : village d'Etong-Bidzoé, b : village de Lengom et c : village de Nkolobang.

Annexe 3 : Diagrammes ombrothermiques des sites de Bokito et Talba

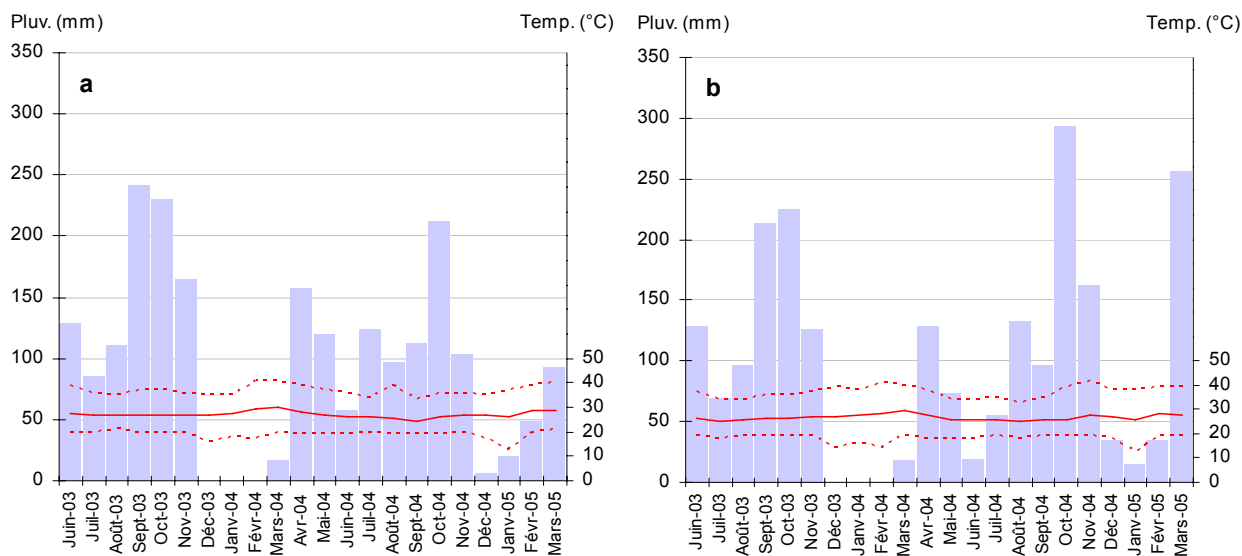


Figure 1 : Diagrammes ombrothermiques du site de Bokito, a : village de Bakoa et b : village de Kédia.

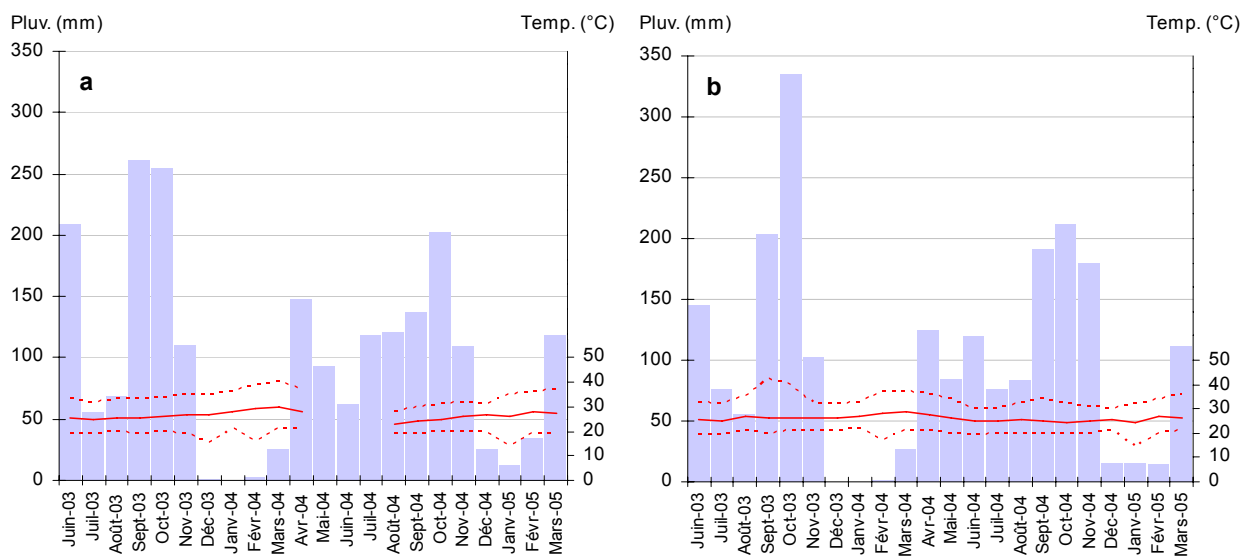


Figure 2 : Diagrammes ombrothermiques du site de Talba, a : village de Talba et b : village de Iyambouni.

Annexe 4 : Liste des produits insecticides utilisés dans les parcelles au cours de notre suivi.

Spécialité commerciale	Matière active et dose	Famille chimique	Mode de pénétration Mode d'action, cible	Classe OMS	Autorisation Cameroun 2003 ¹	Homologation cacao 2004 ¹	Norme résidus UE ²
Actara 25 WG	Thiaméthoxam 250 g/kg	néonicotinoïdes	HS, C/I, Syst. nerv.	III	Oui	Oui	Ok
Annibal 500 EC	Fenobucarb 500 g/l	carbamates	NS, C/I, Syst. nerv.	II	Oui	Oui	Non
Basudine 600 EW	Diazinon 600 g/l	organo-phosphorés	NS, C/I/In, Syst. nerv.	II	Oui	Oui	Non
Callidim 400 EC	Diméthoate 400g/l	organo-phosphorés	S, C/I, Syst. nerv.	II	Oui	Non	Ok
Callisulfan 35 EC	Endosulfan 350 g/l	Voisin des organo-halogenés	NS, C/I, Syst. nerv.	Ib	Oui	Oui	Non
Confidor 200 SL	Imidaclopride 200 g/l	chloronicotiniles	S, C/I, Syst. nerv.	III	Oui	Oui	Ok
Cypercal 100 EC	Cyperméthrine 100 g/l	pyréthrinoides de synthèse	NS, C/I, Syst. nerv	II	Oui	Non	Ok
Cyperdim 220 EC	Diméthoate 200 g/l Cyperméthrine 20 g/l	organo-phosphorés pyréthrinoides de synthèse	S, C/I, Syst. nerv.	II	Oui	Non	Ok
Dieldrin CE 20 SL	Dieldrine 200 g/l	organo-chlorés	NS, C/I, Syst. nerv	Ia	Non	Non	Non
Fenical 500 UL	Fénitrothion 500 g/l	organo-phosphorés	NS, C/I, Syst. nerv	II	Oui	Non	Non
Penncap M CS	Parathion-Methyl 240 g/l	organo-phosphorés	NS, C/I/In, Syst. nerv.	Ia	Oui	Non	Non
Thiodan 35 EC	Endosulfan 350 g/l	Voisin des organo-halogenés	NS, C/I, Syst. nerv	Ib	Oui	Oui	Non
Thionex 35 EC	Endosulfan 350 g/l	Voisin des organo-halogenés	NS, C/I, Syst. nerv	Ib	Oui	Oui	Non

Abréviations des types de formulation des spécialités commerciales :

WG : granulé dispersable, granulé applicable après délitage et dispersion dans l'eau.

EC : concentré émulsionnable, concentré liquide homogène, applicable sous forme d'émulsion, après dilution dans l'eau.

EW : émulsion aqueuse, émulsion dans une phase aqueuse continue de gouttelettes de solution organique contenant le produit phytopharmaceutique, applicable après dilution.

SL : concentré soluble, concentré liquide homogène applicable sous forme de solution vraie de la substance active, après dilution dans l'eau.

UL : liquide pour application à ultra bas volume (ULV), formulation liquide homogène, directement utilisable dans un appareil de traitement à ultra bas volume (UBV)

CS : suspension de capsules, suspension à diluer dans l'eau avant emploi, dans laquelle les particules solides sont des capsules contenant la substance active.

Autres abréviations : Mode de pénétration dans la plante : HS : hautement systémique, NS : non systémique, S : systémique ; Mode d'action chez l'insecte : C : contact, I : ingestion, In : Inhalation ; Cible chez l'insecte : Syst. nerv. : Système nerveux.

Classes de danger de l'OMS, établies en fonction des valeurs de DL50 aiguës des formulations commerciales : Ia = extrêmement dangereux (très toxique), Ib = très dangereux (toxique), II = modérément dangereux (nocif), III = peu dangereux (attention) (d'après index phyto 88-89)

¹ D'après Anon 2003. Liste des produits homologués pour 10 ans au 31 décembre 2003. Commission nationale d'homologation des pesticides à usage agricole. Ministère de l'Agriculture du Cameroun.

² D'après Anon 2005. La réglementation de l'Union Européenne sur les pesticides à usage agricole sur cacaoyer. Page Web: <http://www.icco.org/pdf/An_report>

Résumé

L'objectif de ce travail est d'améliorer notre compréhension des mécanismes et d'évaluer les facteurs agro-écologiques impliqués dans la dynamique spatio-temporelle des populations naturelles de *Sahlbergella singularis*.

Le calcul des tables de vie sur une population d'élevage a révélé que *S. singularis* est une espèce à croissance lente. Ceci expliquerait le fait que le ravageur est généralement présent à de faibles densités dans les plantations. L'étude des paramètres démographiques de la population d'élevage a montré que la fécondité est un paramètre-clé des fluctuations saisonnières des populations naturelles. Leur croissance serait liée à la présence de jeunes cabosses sur les cacaoyers fournissant aux femelles une ressource alimentaire favorable à la reproduction. L'étude de l'influence des facteurs agro-écologiques sur les densités de populations de *S. singularis* en plantation a révélé que les densités dépendent des conditions parcellaires de culture du cacaoyer. Parmi les pratiques culturales, les traitements insecticides, l'ombrage et le recours aux variétés hybrides sont des facteurs déterminants. En outre, les populations du ravageur sont fortement agrégées dans les zones des plantations bénéficiant d'un ensoleillement maximal. Enfin, l'ombrage fourni par les arbres forestiers s'est avéré plus homogène que l'ombrage d'arbres fruitiers et par conséquent moins propice au développement des poches à mirides.

Les recommandations de lutte préconisées par la recherche agronomique sont rarement appliquées par les planteurs. Aussi, nos résultats ont-ils été discutés dans l'optique d'adapter ces recommandations au contexte de culture du cacaoyer qui prévaut actuellement au Cameroun.

Mots-clés : *Sahlbergella singularis*, Miridae, ravageur, *Theobroma cacao*, traits d'histoire de vie, dynamique des populations, facteurs agro-écologiques, systèmes agroforestiers.

English title

Improvement of cocoa mirid *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera: Miridae) control. Impact of agro-ecological factors on the pest population dynamics.

Abstract

This work aims at better understanding the mechanisms and agro-ecological factors involved in the *Sahlbergella singularis* population dynamics in farm.

Life table analysis conducted on a rearing population showed that *S. singularis* is a slow growing species. This result could explain the low densities of *S. singularis* populations in cocoa farms. The study of *S. singularis* demographic parameters showed that fecundity is a key-parameter of the seasonal variations of natural populations. Indeed, the high reproductive potential of females, due to optimal food supply and climatic conditions, may largely explain the growth of natural populations. Our work revealed that the density of *S. singularis* populations in farms depends on agro-ecological conditions of cocoa production. Among cultural practices, spraying of insecticides, shade management and resort to hybrid varieties were the main factors influencing mirid density. The study of the impact of shade on mirid spatial distribution showed that mirids were aggregated in those areas where sunlight was highest. The infested areas, identified as mirid pockets, could be an infestation source for the surrounding farms. Our results also showed that large forest trees had a tendency to homogenize exposure to sunlight in plots and then to limit the development of mirid pockets.

Overall, our study revealed that chemical control and shade management recommendations for cocoa mirids were seldom applied by farmers. Therefore, we discussed our results to fit recommendations to current cocoa production context in Cameroon.

Key words: *Sahlbergella singularis*, Miridae, pest, *Theobroma cacao*, life history traits, population dynamics, agro-ecological factors, agroforests.